Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Zweiundvierzigster Band.

Mit 44 Tafeln.

Bonn

Verlag von Friedrich Cohen

1893.

1419

Inhalt.

Seite

Oberhautpigment der Säugethiere. Von Dr. Kromayer, Privatdocenten für Dermatologie in Halle a. d. S. Hierzu Tafel I und II 1

Ueber den Ursprung des Nervus acusticus. Von Dr. med. Luigi Sala, Privatdocent an der Universität Pavia. (Aus dem Laboratorium für allg. Pathologie und Histologie zu Pavia.) Hierzu Tafel III und IV 18

Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber. Erste Abhandlung: Ueber den Bau der Gallencapillaren. Von Dr. Rud. Krause, Assistent am physiologischen Institut zu Breslau. (Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.) Hierzu Tafel V und VI 53

Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Dritte Mittheilung. Von Dr. G. Bizzozero, Professor in Turin. Hierzu Tafel VII bis X 82

Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Von Dr. August Brauer in Marburg i. H. Hierzu Tafel XI, XII, XIII 153

Einige Bemerkungen zu Dr. P. Samassa's Publicationen über die Entwicklung von Moina rectirostris. Von Prof. Carl Grobben in Wien 213

Zur Entstehung der körperlichen Elemente des Blutes. Von Dr. med. S. Engel, Berlin. Hierzu Tafel XIV und XV 217

Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skelettheile in den Flossen der Teleostier. Von Ross Granville Harrison, B. A., Fellow der Johns Hopkins Universität, Baltimore. (Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.) Hierzu Tafel XVI, XVII, XVIII 248

Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. II. Theil: Ueber die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens. Von Dr. Valentin Häcker, Privatdocent und Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br. Hierzu Tafel XIX und XX 279

Ueber die Struktur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels (Endothels). Von Dr. med. A. Kolossow, Prosector am histologischen Laboratorium der Universität Moskau. Hierzu Tafel XXI 318

Seite

Zur Lehre von der Wirkung des Silbernitrat auf die Elemente des Nervensystems. Von Alfred Fischel, stud. med. (Aus dem histologischen Institut der deutschen Universität zu Prag. Vorstand: Prof. Dr. Sigismund Meyer.) Hierzu Tafel XXII . 383

Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen der Amphibien. Von Dr. E. Vollmer, Assistent des anatomischen Institutes zu Bonn. (Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.) Hierzu Tafel XXIV und XXV 405

Ganglienzelle und Neuroglia. Von Prof. Dr. Emil Rohde in Breslau. Hierzu Tafel XXVI 423

Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tänien. Von Dr. v. Linstow in Göttingen. Hierzu Tafel XXVII und XXVIII 442

Ueber den Bau des elektrischen Organes von Torpedo mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendigungen in demselben. Von Dr. med. Emil Ballowitz, Privatdocent und Prosector in Greifswald. Hierzu Tafel XXIX, XXX und XXXI 459

Ueber die Anlage der Hypophyse bei Sauriern. Von E. Gaupp. (Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.) Hierzu Tafel XXXII und XXXIII 569

Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Function der Lymphknötchen der Darmwand. Von Dr. med. N. Czermack. (Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.) Hierzu Tafel XXXIV, XXXV und XXXVI 581

Die Nervenendigungen in der Thränendrüse der Säugethiere. Von A. S. Dogiel, Professor der Histologie an der Kais. Universität Tomsk (Sibirien). Hierzu Tafel XXXVII . . . 632

Ueber Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels. Von B. Solger. Hierzu Tafel XXXVIII 648

Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei. Von Oscar Hertwig. (Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.) Hierzu Tafel XXXIX—XLIV . . 662

Oberhautpigment der Säugethiere.

Von

Dr. **Kromayer,**
Privatdocenten für Dermatologie in Halle a./S.

Hierzu Tafel I und II.

Die Frage nach der Herkunft des Oberhaut-Pigmentes schien durch die Arbeiten von Riehl[1]), Aebey[2]), Ehrmann[3]), Karg[4]), Kölliker[5]), Nothnagel[6]) u. a. dahin entschieden zu sein, dass es in der Cutis gebildet und vermittelst verästelter Zellen, der „Chromatophoren" in die Epidermis verschleppt werde.

War man über die Art dieses Transportes auch nicht ganz einig (Riehl, Ehrmann, Karg), so stellte man doch die Thatsache mit um so grösserer Sicherheit hin (Karg, Ehrmann), je weniger man einen directen Transport des Pigmentes unter dem Mikroskope beobachten konnte.

Die eigentliche anatomische Stütze der Theorie, die Chromatophore, wurde, traf man sie im Bindegewebe, als fixe Bindegewebszelle, traf man sie im Epithel, als eingewanderte fixe oder Wanderzelle bindegewebigen Ursprungs angesehen.

Gegen diese Anschauung ist nur von wenigen Autoren theils leiser Zweifel, theils direkter Widerspruch erhoben worden. So glaubt Unna[7]), dass die verzweigten Pigmentfiguren im Epithel Pigmentausgüsse der interepithelialen Lymphspalten sein könnten, und

1) Vierteljahrsschrift f. Derm. u. Syph. 1884. Zeitschrift f. klin. Med. 1885.

2) Med. Centralblatt 1885, No. 16.

3) Vierteljahrsschrift f. Derm. u. Syph. 1885, 1886, 1892.

4) Archiv f. Anat. u. Phys. 1888.

5) Zeitschrift f. wiss. Zoologie 1887.

6) Zeitschrift f. klin. Med. 1885.

7) Monatshefte f. prakt. Dermat. 1889. Fortschritte d. Hautanatomie.

Cohn[1]) unter Unna's Leitung kommt zu dem Resultate, dass dies wirklich der Fall. Mertsching[2]) betrachtet die Chromatophoren der Epidermis als hervorgegangen aus pigmentirten Epithelzellen mit wenig Protoplasma, die durch enge Aneinanderlagerung der pigmentirten Protoplasmasäumen eine verzweigte Zelle vortäuschen, das Pigment selbst als Produkt des Zellkernes. Jarisch[3]) hält an der Zellnatur der Chromatophoren fest, lässt diese aber aus angeschwollenen und vergrösserten Pigmentepithelzellen hervorgehen. Schliesslich halten Leydig[4]) und Ribbert[5]) die Chromatophoren für identisch mit den Langerhans'schen Zellen und somit für Nervenendigungsapparate.

Schon aus diesen kurzen Daten über die wichtigsten Arbeiten und Ansichten ersieht man, dass die Frage nach der Entstehung des Oberhautpigmentes innig zusammenhängt mit der Beantwortung der Frage nach den Chromatophoren. Wer auf die letztere die richtige Antwort giebt, scheint auch die erstere gelöst zu haben. — Der Gang meiner Studien war auch derart, dass ich zunächst über die Chromatophoren Klarheit suchte. Hierbei fand ich eine Deutung des Oberhautpigmentes. — Die Darstellung wird den umgekehrten Weg einschlagen.

Objekte und Methode der Untersuchung.

Mensch: Lentigines, Alterswarzen, Naevi pigmentosi, Papillome, Leucoderma syph., Vitiligo non syph., Pigmentirung nach Lichen ruber und Psoriasis, Penishaut, Hodenhaut, Brustwarzen.

Ratte, Katze, Hund: Schnauze, pigmentirtes Zahnfleisch, Augenlider, Anus, Vagina, Fussballen.

Kuh, Pferd, Schaf, Schwein: Schnauze, Rüssel, Nüstern, pigmentirtes Zahnfleisch und harter Gaumen, Conjunctiva bulbi et palpebrarum, After, Vagina, Zitzen.

1) Zur Anatomie d. Epheliden. Monatsh. f. prakt. Dermat. 1891.

2) Histologische Studien über Keratohyalin und Pigment. Virch. Arch. 116.

3) Arch. f. Dermat. u. Syph. 1891 und 1892.

4) Die Hautdecke und Schaale d. Gastropoden S. 35. Troschels Arch. 1876 (citirt in der nachstehenden Arbeit von Ribbert).

5) Beiträge zur Anatomie d. Hautdecke der Säugethiere. Diss. Bonn, 1878.

Fixirung der lebenswarmen Objecte und Härtung in Alkohol.

Bei der grossen Zahl der zu untersuchenden Objekte wäre eine direkte Einbettung und Untersuchung beliebiger Hautstücke, weil zu zeitraubend, unmöglich gewesen. Ich verschaffte mir eine vorläufige Uebersicht, indem ich von der zu untersuchenden Hautpartie mit dem Rasirmesser grosse flache 1—2 mm dicke, die ganze Epidermis fassende Schnitte anfertigte, in Xylol aufhellte und bei schwacher Vergrösserung untersuchte. Den Pigmentgehalt der Epidermis und der Cutis, etwa vorhandene Chromatophoren erkennt man so sehr gut. Nur diejenigen Partieen des Objektes, die weiteres Interesse boten, wurden zur feineren mikroskopischen Diagnose in Paraffin eingebettet und geschnitten.

Protoplasmafaser und Pigment.

Der Gedanke liegt nahe, mittels der von mir beschriebenen Färbemethode der Protoplasmafasern[1]) das Verhältniss dieser zu den Pigmentkörnern zu untersuchen. Hierbei fiel mir auf, dass alle Epithelzellen, die viel Pigment haben, wenig gefärbte Protoplasmafasern aufweisen und umgekehrt, so dass gegenseitige Beziehungen vorhanden zu sein schienen. Ich zog zur Feststellung derselben möglichst einfache Objekte zur Untersuchung heran; zunächst den Warzenhof der menschlichen Brustdrüsen. Die Cylinderzellen bergen hier das Pigment im oberen Pole der Zelle. Die geschlängelten Haftfasern der Zellen sind deutlich gefärbt bis zur Stelle, wo das Pigment auftritt; da verschwinden sie (Fig. 9b). Vergleicht man eine solche pigmentirte Cylinderzelle mit einer pigmentlosen aus der Nähe des Warzenhofes (Fig. 9a), so fällt sofort der obere Pol der pigmentirten Cylinderzelle auf. Er ist gegen die Norm vergrössert, gebläht (Fig. 9b).

Noch deutlicher werden die Beziehungen zwischen Protoplasmafaserung und Pigment bei Objekten, in denen das Pigment in feinsten Linien körnig angeordnet, scheinbar intercellulär liegt (Vorhaut vom Menschen, Hodensack, Fussballen einer jungen Katze) (Fig. 8). Hier kann man durch Färbung der Protoplasmafasern nicht nur nachweisen, dass diese feinen Pigmentlinien

1) Dieses Archiv 1892, S. 141.

in den Epithelien selbst liegen, sondern auch, dass das Pigment aus den Protoplasmafasern hervorgeht.

Die Richtung der Körnerlinien entspricht der Richtung der jeweiligen Protoplasmafasern. Bei allerdünnsten Schnitten (0,25 μ), in denen die einzelnen Fasern isolirt verfolgt werden können, sieht man die blau gefärbte Faser direkt in diese Pigmentlinien übergehen (Fig. 8a). Auch hier ist der Raum, den die Pigmentlinien einnehmen, grösser als der der entsprechenden blau gefärbten Fasern.

Diese Volumszunahme der Pigmentzelle ist von vielen Autoren, so besonders von Jarisch bemerkt worden, der auf sie eine eigene Theorie der Chromatophoren baut; sie deutet meines Erachtens ebenso sehr auf eine rege Thätigkeit der Pigmentzelle hin, wie die Umwandlung der Protoplasmafasern zu Pigmentkörnern.

Wir kennen schon im Keratohyalin[1]) ein farbloses Zerfallsprodukt der Protoplasmafasern und werden durch den Vergleich auf die Farbe der Pigmentkörner besonders hingewiesen. Ich glaube, dass man bei den Pigmentkörnern zweierlei, den Körper und die Farbe unterscheiden muss. Denn einerseits ist die Farbe der verschiedenen Pigmentköner und -klumpen ausserordentlich ungleich, andrerseits lässt sie sich durch H_2O_2 entfernen (depigmentiren), ohne dass die Körner selbst zu Grunde gehn. Es liesse sich nun annehmen, dass die Protoplasmafasern den Körper für die Pigmentkörner liefern, die Farbe aber vom Blutfarbstoff stamme, der im Serum des Blutes und somit auch wohl in dem die Epithelzellen ernährenden Lymphstrome enthalten ist[2]). Mit dieser Annahme müsste eine grosse elective Fähigkeit der zerfallenen Protoplasmafasern vorausgesetzt werden, welche den Farbstoff festhielte und auf sich niederschlüge. Betrachtet man nun Epi-

1) Mertsching hält Keratohyalin und Pigment für wesentlich dasselbe; wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, stimme ich ihm theilweise zu, obgleich ich die Genese des Pigmentes aus der Kernsubstanz nicht anerkennen kann. Meiner Meinung nach geht bei sehr starker Pigmentation in seltenen Fällen der Kern zu Grunde — aber in Folge der Pigmentation, wie bei der Keratohyalinbildung in Folge des nekrobiotischen Processes — und kann dann wohl zur Pigment- wie auch zur Keratobildung beitragen. Vergl. dies. Arch. 1892, S. 141.

2) Recklinghausen, Allg. Pathol. S. 445.

thelien, deren Körper so dick voll von Pigment ist, dass der gefärbte Kern kaum sichtbar ist, und auf der anderen Seite den gegeringen im Blutserum gelösten Farbstoff, so fällt diese Annahme schwer. Viel natürlicher ist es, mit dem Zerfall der Protoplasmafasern eine Farbveränderung des Zerfallsproduktes anzunehmen. In dieser Annahme werde ich noch durch den Umstand bestärkt, dass häufig eine theilweise Rückbildung des Pigmentes zu farblosem Protoplasma stattfindet, ein Vorgang, den ich später eingehend besprechen werde.

Nach dem Vorhergehenden spielt also bei der Pigmentirung der Epithelzelle die Thätigkeit des Zellprotoplasmas die grösste Rolle. Diese Zellthätigkeit findet in folgender Beobachtung einen Ausdruck. Ich legte ein frisch excidirtes Hautstückchen, dessen eine Hälfte ein Leucoderma non syphiliticum, dessen andere die pigmentirte Randzone enthielt, in mit arg. nitr. zu $^1/_2{}^0/_0$ versetzten Alkohol; am nächsten Tage war die eine Hälfte schwarz, die andere war weiss geblieben. Die mikroskopische Untersuchung ergab, dass das Silber fast allein im Epithel der pigmentirten Randzone und zwar zu etwa $^9/_{10}$ in den Cylinderzellen niedergeschlagen war, während die weiss gebliebene Hälfte des Leucoderm kein Silberkörnchen aufwies. Ich habe den Versuch noch einmal mit demselben Erfolg beim Leucoderm wiederholt. Auch an normalen fleckigen Pigmentationen von Thieren (Lippe, Conjunction von Pferd und Ochse) habe ich ähnliche, wenn auch nicht so klare Resultate mit Höllenstein und Goldchlorid erhalten, indem die stärker pigmentirten Stellen auch eine stärkere Reduktion des Salzes aufwiesen. Uebrigens ist dieser Zusammenhang nicht neu.

Ribbert und Leydig halten die Chromatophoren für pigmentirte Langerhans'sche Zellen, während Karg und andere die Langerhans'schen Zellen für pigmentlos gebliebenen Chromatophoren ansehen. Wie dem auch sei, dieselben Gebilde haben nach diesen Autoren die Eigenschaft, sowohl Goldchlorid leicht zu reduciren, als auch leicht pigmentirt zu werden.

Fasse ich kurz zusammen:

Das Pigment der Epithelzellen entsteht aus den Protoplasmafasern. Diese Pigmentation ist die Folge einer Zellthätigkeit, die experimen-

tell durch Reduktion von Metallsalzen Ausdruck findet.

Was sind die Chromatophoren?

Bevor ich diese Frage zu beantworten suche, muss ich zwischen Chromatophoren im Bindegewebe und solchen im Epithel unterscheiden. Ueber jene, als fixe Bindegewebszellen sind sich alle Autoren einig, über diese gehen die Meinungen auseinander. Aber in einem Punkte stimmen doch alle überein, dass ihr Aeusseres wesentlich verschieden ist von den im Bindegewebe vorkommenden Chromatophoren. Ich werde im Folgenden nur die im Epithel gelegenen Pigmentfiguren als Chromatophoren bezeichnen, weil beide Arten von Pigmentfiguren, wie später gezeigt werden soll, durchaus verschieden voneinander sind.

Die Figuren (1, 2, 2a, 3) geben eine Vorstellung dieser eigenthümlichen Gebilde, die in Grösse und Aussehen ausserordentlich mannigfach sind und von zahlreichen Autoren genaue, wenn auch immer etwas von einander abweichende Beschreibungen erhalten haben, sodass ich auf eine Schilderung derselben verzichten kann. Ich habe sie fast überall bei den angeführten Objekten gefunden, vorzüglich an isolirten Pigmentflecken, und an der Grenze zwischen pigmentirter und pigmentloser Haut (Lippe, After, Vagina von Kuh, Pferd, Conjunctiva palpebr. aller Thiere, Pigmentflecke der Conj. bulbi etc. etc.).

Geht man davon aus, dass das Pigment aus den Protoplasmafasern entsteht, so wird man sich unschwer einen Theil der Chromatophoren erklären, welche ihrer Gestalt nach Epithelzellen entsprechen, die, mit entfernter liegenden durch lange Faserzüge verbunden, sternförmige Figur besitzen. Von der Richtigkeit dieser Erklärung kann man sich thatsächlich durch Färbung der Protoplasmafasern überzeugen an den Stellen, wo kleine zierliche, mit relativ kurzen Ausläufern versehene Chromatophoren vorkommen (Schweinerüssel, Katzenpfote, Hunde- und Katzenschnauze, Pigmentirung nach Psoriasis, Linsenflecke der menschlichen Haut etc.). Diese Chromatophoren haben einen deutlich färbbaren Kern, ein theilweise durch die Protoplasmafasern blau, theilweise durch die Pigmentkörner braun oder schwarz gefärbtes Protoplasma (Fig. 5d, 6, 8a). Sie sind Epithel-

zellen mit sternförmiger Gestalt, wie sie ausserordentlich häufig im Epithel vorkommen[1]).

Indessen giebt es auch Chromatophoren von einer Form und Ausdehnung, für welche die Erklärung der sternförmigen Gestalt der Epithelzelle nicht genügt. Man betrachte die Chromatophore in Figur 2, so wird man sich gestehen müssen, dass die Pigmentäste, die über 5 bis 10 bis 15 Epithelzellen Länge messen, nicht Protoplasmafasern sein können, die entfernte Epithelzellen mit einander verbinden.

Die Pigmentation, die den Fasersystemen folgt (da sie aus ihnen hervorgeht), beschränkt sich in diesen Fällen nicht auf eine Zelle; mit den Fasern geht die Pigmentation von einer Zelle zur andern, ergreift hier aber nicht die ganze Zelle, sondern nur anliegende benachbarte Fasern und geht mit diesen zur nächsten Zelle weiter. So entstehen lange, scheinbar zusammengehörige Pigmentlinien, die Ausläufer von Riesenzellen vortäuschen, in Wirklichkeit aus einer grossen Zahl kleiner Pigmentsegmente zusammengesetzt sind, die alle verschiedenen Epithelzellen angehören. Diese Pigmentäste, wie ich sie nennen möchte, kommen vorzugsweise dort vor, wo die Epithelzellen relativ wenig Protoplasma haben, die einzelnen Zellen aber so dicht an einander gerückt sind, dass die interspinalen Lymphspalten scheinbar verschwinden. Die Gesammtheit der Epithelzellen macht hier den Eindruck einer zusammenhängenden faserigen Masse mit eingelagerten Kernen (Fig. 5); so auch das Zerfallsprodukt der Protoplasmafasern, das Pigment und die Pigmentäste. Treten diese Pigmentäste in grosser Menge und zahlreichen Anastomosen auf, so entsteht ein zusammenhängendes pigmentirtes Netzwerk, in dessen Maschen die Epithelkerne liegen (Fig. 4). Bei so vollendeter Pigmentation erkennt man allerdings auch ohne specielle Protoplasmafaserfärbung, dass das pigmentirte Protoplasma der Epithelzellen das pigmentirte Netzwerk bildet. Wischt man aus ihm einige Balken etwas geschickt hinweg, so kann man leicht Chromatophoren-Figuren darstellen und für etwas Besonderes halten. In Wirklichkeit lässt sich der Uebergang dieses

1) Schon in meiner ersten Arbeit über die Faserung der Epithelzelle habe ich ausdrücklich auf die sternförmige Gestalt der Epithelzellen aufmerksam gemacht. Arch. f. Dermat. und Syph. 1890, S. 92.

Netzwerkes in Chromatophoren mit aller Sicherheit an dicken Flachschnitten beobachten.

Die Pigmentäste liegen fast immer in den unteren Epithelschichten, gehen häufig über die Cylinderepithelien weg und setzen sich aus der Kuppe dieser und theilweise aus dem angrenzenden Protoplasma der nächstfolgenden Epithelschicht zusammen (Figur 7 e, e, f). Sie schicken fast immer nach abwärts ziehende Abzweigungen aus (Figur 5 a, b, Figur 7 e, e, f). Seltener liegen sie unter dem Kerne der Cylinderzellen und schicken alsdann aufsteigende Aeste ab (Figur 5 d, Figur 3 e). Zwischen den Chromatophoren, die als sternförmige Epithelzellen zu betrachten sind, und den Pigmentästen und den aus diesen zusammengesetzten Figuren giebt es natürlich die zahlreichsten Uebergänge, wie es aus der Entstehung der Figuren natürlich ist. Denn, wo hört die zwei Epithelzellen verbindende Protoplasmafaser auf, der einen Zelle, und wo fängt sie an, der anderen zuzugehören?

Eigenthümlich könnte es nur erscheinen, dass die Pigmentäste sich häufig zu Figuren mit besonderem Centrum gruppiren, so dass sie als einheitliche zellenähnliche Gebilde erscheinen (Fig. 2 und 2 a). In diesen Fällen hat die Pigmentation nicht nur einzelne Faserzüge des Protoplasmas, sondern die ganze Zelle ergriffen, von welcher aus die Pigmentation nach allen Richtungen ausgestrahlt ist.

Das principiell interessanteste und wichtigste bei der Pigmentation der Epithelien in Chromatophorenästen ist meiner Ansicht aber, dass hier ein Fall vorliegt, in der nicht die Zelle als solche erkrankt oder sich verändert, sondern das Gesammtgewebe, die Epidermis. Die Pigmentation richtet sich nicht nach dem Einzelindividuum, der Einzelepithelzelle, sondern schreitet um diese unbekümmert fort, folgend den Protoplasmafasern, die in ihrer Totalität als ein zusammenhängendes Gewebe betrachtet werden können, in das Kerne eingelagert sind.

Wir haben darnach in den Chromatophoren keine Cellularpathologie, sondern eine Gewebepathologie ohne Betheiligung der Zellen als solche. Wie sehr indessen die Epithelzelle ihre Eigenschaft als Einzelindividuum auch hier doch noch zur Geltung bringt, wird aus Folgendem ersichtlich werden.

Was bedeuten die Chromatophoren und was wird aus ihnen?

Das Oberhautpigment lagert theils deutlich erkennbar in den Epithelzellen in der Nähe des Kerns, theils in den eben besprochenen Chromatophoren. Unter welchen Bedingungen, wann und wo tritt die eine und die andere Art der Pigmentation und Pigmentlagerung auf?

Ueber den Ort geben Uebersichtsbilder (dicke, nicht gefärbte, in Xylol aufgehellte Flachschnitte) sichere Auskunft. Ueberall zeigen die Ränder pigmentirter Epidermisstellen vorzugsweise Chromatophoren. Am schönsten sieht man dieses beim Uebergange der pigmentirten äusseren in die pigmentlose Schleimhaut, Naseneingang, Conjunktiva Palpabrarum, Lippe, Vagina, After von Pferd, Ochse, Hund etc. An der Grenze zwischen pigmentirter und pigmentloser Epidermis liegt das Pigment fast ausschliesslich in Chromatophoren, je weiter von der Grenze ab, desto mehr Pigment trifft man deutlich in Epithelien und desto weniger in Chromatophoren, bis schliesslich das Pigment nur in abgegrenzten Zellen liegt und die Chromatophoren ganz verschwunden sind; das ist die Regel. Für die Einschleppungstheorie des Pigmentes wäre dieser Befund sehr brauchbar und ebenso verwendbar, wie die durch die Karg'schen Untersuchungen festgestellte Thatsache, dass das Pigment bei transplantirter weisser Haut auf Neger, anfangs in Chromatophoren, später intracellulär liegt. Dort haben wir die Chromatophoren als örtlichen, hier als zeitlichen Beginn der Pigmentation der Epithelzelle.

Da das Pigment aus dem Zerfall der Epithelfasern hervorgeht, müsste es immer in den Verlaufslinien dieser gelagert sein, vorausgesetzt, dass es den Ort in der Zelle, an dem es entstanden, nicht veränderte. — Da wir indessen keinen Grund haben, die besagte Voraussetzung machen zu dürfen, können wir das Pigment in Linien und in Chromatophoren nur da zu finden hoffen, wo wir es im Entstehen oder kurz nach dem Entstehen antreffen, im Beginn der Pigmentation, der örtlichen und zeitlichen, wo eine Lageveränderung noch nicht eingetreten ist. Daher treffen wir die Chromatophoren an den Rändern der pigmentirten Haut, daher traf sie Karg beim

Beginn der Pigmentation seiner transplantirten Hautstücke, daher trafen sie Leydig, Richl, Caspary bei der Addison'schen Krankheit, bei der die Haut sich beginnt dunkler zu färben, daher traf ich sie bei einer Psoriasis universalis, die unter starker Pigmentirung heilte, daher traf ich sie und wird man sie wohl stets dort treffen, wo neben einer starken Pigmentation auch ein starker Verbrauch der Epidermis statt hat, wo also stets eine starke Neupigmentirung zum Ersatz für das mit der Hornschicht abgestossene Pigment stattfindet, so vorzüglich an den pigmentirten Schleimhautübergängen der genannten Thiere.

Die Chromatophoren, entstanden durch den Zerfall des Epithelfasernetzes, können natürlich als solche keinen Bestand haben. Schon mit dem Wachsthum der einzelnen Epithelzelle und der gegenseitigen Verschiebung wird die Figur auseinandergerissen und zerstört. Es greift aber offenbar noch ein anderer Process im Inneren der Zelle Platz. Die Pigmentkörner wechseln den Ort; sie werden, anfangs häufig peripher und entsprechend der Faserung gelegen, nach dem Centrum der Zelle gewöhnlich rings um den Kern oder an eine Seite des Kernes hin dislocirt, bei der basalen Cylinderepithelzelle nach dem oberen Pole der Zelle, dem regelmässigen Aufenthaltsorte des Pigmentes der menschlichen Haut. Daher trifft man bei langsam eintretenden oder stationären Pigmentationen der Haut, bei denen der eben beschriebene Process genügend Zeit zur Entwicklung gehabt hat, keine Chromatophoren und Pigmentkörnerlinien, oder nur ganz andeutungsweise an (physiologische Pigmentirung bei Schwangerschaft).

Die Bewegungen der Pigmentkörner im Zellprotoplasma haben bei unsern Anschauungen über lebendes Zellprotoplasma Nichts Besonderes, das noch der speciellen Erklärung bedürfte. Während derselben tritt eine Regeneration der Protoplasmafasern, die das Material zu den Pigmentkörnern abgegeben haben, ein. Das wurde mir besonders bei der Untersuchung der äusseren Haut des Pferdemauls klar, in der die unteren Epithellagen bis zum Verschwinden des Kernes mit schwarzem Pigment vollgepfropft waren, indess die nächst darüber liegenden Stachelzellen so grosse, schön ausgebildete, derbe Protoplasmafasern aufwiesen, wie kaum anderswo. Auch über eine andere Frage gaben mir gerade Präparate dieser Hautstelle zuerst und am deutlichsten

Aufschluss: was wird aus dem Pigment, das wir so oft in ausserordentlicher Menge in den unteren Epithellagen gebildet sehen? Von der menschlichen Epidermis ist es bekannt, dass die oberen Stachelzellschichten und das stratum corneum vollkommen pigmentfrei sein können, während die basalen Cylinderepithelien reichlich Pigment aufweisen. Bei der Pferdelippe verliert sich das in den unteren Zelllagen dick angehäufte Pigment je näher der Hornschicht um so mehr, sodass schliesslich nur einzelne Stachelzellen der oberen Zelllagen spärliche Pigmentkörner aufweisen. Die Pigmentkörner liegen zwischen den wohlgebildeten Protoplasmafasern, einzeln, ungeordnet — verkümmert.

Was ist aus dem Pigmente geworden, während die Cylinderzelle aufstieg und sich der Verhornungsgrenze mehr und mehr näherte? Folgende Erklärung scheint mir die einzig mögliche: das Pigment, wie aus den Protoplasmafasern entstanden, wird unter Entfärbung wieder zum Aufbau derselben benutzt. Jedenfalls geht das Verschwinden des Pigmentes und das Entstehen der Protoplasmafasern Hand in Hand. Oder sollte entsprechend der Einschleppungstheorie des Pigmentes in die Epidermis, dasselbe auch wieder herausgeschleppt werden können, wie einzelne wollen? Die Chromatophoren können dies nicht besorgen, denn wir wissen jetzt, was diese Figuren bedeuten und intercellulär in den Lymphspalten zwischen den Epithelien habe ich nie Pigment angetroffen[1]). Es ist auch sehr unwahrscheinlich, dass Pigmentkörner die Epithelzelle zu einer Zeit mir Nichts dir Nichts verlassen, in der die Aussenmembran der Epithelzelle schon eine gewisse Derbheit erlangt hat, welche das Diffundiren des Inhalts bei Verdauungsversuchen unmöglich macht[2]).

Die Einschleppungstheorie.

Bei meiner bisherigen Darstellung konnte ich auf die jetzt herrschende Einschleppungstheorie des Oberhautpigmentes nur andeutungsweise Bezug nehmen, da der Ausgangspunkt meiner

1) Die Pigmentkörnerlinien, die vielfach als zwischen dem Epithel liegend angesehen werden, weisen sich durch die Protoplasmafaserung als cellulär aus (Fig. 8a).

2) Kromayer, Arch. f. Derm. u. Syph. 1890. S. 581.

Untersuchungen ein neuer war und ich auf diese Weise wenig Berührungspunkte mit den früheren Forschungen hatte. Wenn ich jetzt in einem eigenen Abschnitte auf sie zurückkomme, so geschieht es nur, um ihre anatomischen Grundlagen zu würdigen.

Ich erblicke diese mit den betreffenden Autoren erstens in der Thatsache, dass gleichzeitig mit dem Pigment in der Oberhaut Pigment im Bindegewebe an vielen Stellen angetroffen wird; zweitens in dem Vorhandensein verästelter Pigment-Figuren im Epithel und im Bindegewebe. Die erste Thatsache giebt sicherlich der Vermuthung Berechtigung, dass Pigment im Bindegewebe gebildet und in die Epidermis eingeschleppt werden könne, warum nicht? — aber auch sicherlich der umgekehrten Vermuthung, dass Pigment in der Epidermis gebildet und in die Cutis eingeschleppt werden könne. Beide Vermuthungen haben ihre Vertreter gefunden, sind zu Theorien ausgebildet und haben Unterstützung in der Thatsache gefunden, dass man pigmentirte Hautstellen findet, in denen sowohl Pigment allein in der Epidermis als auch allein in der Cutis angetroffen wird. — Der einzig berechtigte Schluss aus diesen Thatsachen scheint mir der zu sein, dass sowohl im Bindegewebe, wie in der Epidermis allein, und häufig in Beiden gleichzeitig Pigment gebildet wird, dass also im letzteren Falle Ursachen der Pigmentbildung sowohl in der Epidermis, wie in der Cutis vorhanden waren. — Gegenüber der herrschenden Einschleppungstheorie halte ich es jedoch für nothwendig, nochmals ausdrücklich zu betonen, wie dies ja Jarisch schon gethan hat, dass bei zahlreichen Objekten nur die Epidermis pigmentirt ist, während sich in der Cutis kein oder nur hie und da ein vereinzeltes Pigmentkörnchen findet. Ich nenne als vorzügliche Objekte schwarze Zitze des Pferdes, Naseneingang des Hundes, schwarzes Schweinehaar, bei denen ich die epithelialen Zellen dick mit Pigment vollgepfropft gesehen habe, während ich nach einem Pigmentkörnchen im Bindegewebe direkt suchen musste. Solche Objekte müssten meiner Ansicht nach jeden Vorurtheilslosen zum mindesten von der Allgemeingültigkeit der Einschleppungstheorie abbringen.

Die zweite anatomische Thatsache, welche wohl eigentlich so recht die Veranlassung zur Einschleppungstheorie gegeben hat,

sind die Chromatophoren. Ueber die im Epithel liegenden Chromatophoren-Figuren brauche ich nicht weiter zu reden. Es giebt aber eine Anzahl verzweigter Pigmentfiguren, die auf der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe liegen, scheinbar halb im Epithel, halb im Bindegewebe, die stets als in Einwanderung begriffene Bindegewebszellen aufgefasst worden sind. Hier ist zunächst zu bemerken, dass die Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe keine lineare ist, sodass man genau sagen kann: hier hört das Epithel auf und hier fängt das Bindegewebe an. Es kommt sehr häufig vor, dass Epithelzellen nicht genau in der Phalanx der Basalzellen, sondern in das Bindegewebe hineingeschoben liegen, sodass umgekehrt das Bindegewebe in das Epithel einzudringen scheint; zweitens muss man die eigenthümlichen Grenzcontouren zwischen Epithel und Bindegewebe berücksichtigen, die so leicht auch in dünnsten Schnitten bewirken, das kleinste Epithelinselchen scheinbar isolirt im Bindegewebe und einzelne Bindegewebsfasern mitten im Epithel angetroffen werden. Da ist es ohne Färbung der Epithelprotoplasmafasern häufig ganz unmöglich zu sagen: die Zelle mit dem und dem gefärbten Kerne ist eine Bindegewebs- oder eine Epithelzelle. definitiv entscheidet darüber die Protoplasmafaserfärbung, welche mit absoluter Sicherheit die Epithelzelle als solche erkennen lässt, da das Protoplasma der Bindegewebszelle nie durch diese Methode gefärbt wird und nie Protoplasmafaserung aufweist. Mit Hülfe dieser Färbung sah ich Epithelzellen scheinbar mitten in der Papille liegen, die ohne dieselbe als Bindegewebszellen angesprochen worden wären. Die scheinbar isolirt in der Papille liegenden Epithelzellen sind häufig durch lange Protoplasmafasern auf der einen oder andern Seite (in einem Falle sah ich sie auf beiden Seiten) mit der Hauptmasse der angrenzenden Epithelzapfen oder vielmehr Leisten verbunden. Sind diese Epithelzellen pigmentirt, so entstehen Bilder, wie sie Karg Tafel XXII, Fig. 11 seiner citirten Arbeit abgebildet und natürlich als Bindegewebszelle aufgefasst hat, welche mit den Epithelien in Verbindung getreten ist, um ihnen Pigment zuzuführen. Diese auf der Grenzscheide zwischen Epithel und Bindegewebe, z. Th. auch ganz im Bindegewebe liegenden vielverzweigten Pigmentzellen sind in der Mehrzahl der Fälle weiter Nichts wie Epithelien. Allerdings kommen auch ganz in der Nähe der Epithelien pigmentirte Bindegewebs-

zellen vor, die sich durch den geringen Grad der Verzweigung ihrer Ausläufer, die plumpere Gestalt und den Mangel an färbbaren Protoplasmafasern als solche ausweisen. Diese können aus denselben Gründen, aus denen Epithelien scheinbar im Bindegewebe mitten im Epithel liegen. Hier ist grösste Vorsicht in der Beurtheilung des mikroskopischen Bildes nothwendig.

Schon bevor ich den direkten Nachweis der Chromatophoren als Epithelfaserfiguren führen konnte, war mir die Theorie der Einwanderung fester Bindegewebszellen in die Epidermis höchst anstössig. Diese Zellen sollten sich aus ihren im collagenen und elastischen Gewebe festgefügten Wohnplätzen losmachen, um der Epidermis Pigment zuzuführen, sollten ihrer Natur, Zwischensubstanz zu produciren, blos des Pigmentes wegen sich gänzlich entschlagen und in der Epidermis zu so grossen Gebilden auswachsen, wie sie im Bindegewebe nie vorkommen? Das heisst doch wirklich der Gutmüthigkeit und Leichtlebigkeit der Zellen viel zumuthen.

Noch eines Punktes muss ich Erwähnung thun: Die durch Goldchlorid im Epithel darstellbaren Langerhans'schen Zellen sind von einer Seite für pigmentlose Chromatophoren gehalten worden, während umgekehrt von der anderen die Chromatophoren für pigmentirte Langerhans'sche Zellen angesehen wurden. Ich bin deshalb auch dieser Frage näher getreten. Obgleich es mir nun nicht gelang, die Langerhans'schen Gebilde durch Färbung der Protoplasmafasern als epitheliale Figuren direkt nachzuweisen, da mit Goldchlorid behandelte Epidermis nicht mehr die Färbung annimmt, so glaube ich doch, dass es sich hierbei auch um Nichts weiter handelt, als um Reduktion des Salzes nicht in den gewohnten runden Contouren der Epithelzellen, sondern in verästelten Figuren, entsprechend dem Protoplasmafaserverlauf. Die Analogie mit den Chromatophoren liegt auf der Hand, und der Beziehungen zwischen Reduktion der Gold- und Silbersalze und der Pigmentation that ich früher Erwähnung. Ich glaube es auch deshalb, weil ich genau von derselben Hautstelle (Unterarm) zahlreiche Langerhans'sche Figuren darstellen, wie auch lückenlos die Epithelfaserung färben konnte. Langerhans selber würde, wenn ihm einerseits die vielfach sternförmige Gestalt der Epithelzelle, andrerseits der Protoplasmafaserverlauf bekannt gewesen wäre, sicher-

lich zunächst an epitheliale Gebilde gedacht haben; denn der einzige Grund, warum er es nicht thut, ist die Gestalt seiner Gebilde[1]).

Die wesentlichsten Resultate der Arbeit fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1. Das Oberhautpigment entsteht aus den Protoplasmafasern der Epithelien.
2. Die Chromatophoren sind epitheliale, dem Faserverlauf der Epithelien entsprechende Figuren. Sie sind der Ausdruck der beginnenden Pigmentation.
3. Die Pigmenteinschleppungstheorie hat keine anatomischen Grundlagen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Sämmtliche Figuren sind mit dem Abbe-Zeiss'schen Zeichenapparat gezeichnet. Figur 1, 3 und 4: Hartnack Obj. 7, Oc. 3. Die übrigen Hartnack Oelimmersion $^1/_{12}$, Oc. 3. Nur Figur 7 Oelimmersion $^1/_{12}$, Oc. 4. Figur 1—4 ungefärbt in Canadabalsam montirt. Figur 4—9 Alauncarmin-Verfärbung, Protoplasmafaserfärbung, mit Ausnahme von Figur 8. Figur 2a Photographie. Die bei jeder Figur angegebene Dicke des Schnittes in Theilstrichen bezieht sich auf das Schanz'sche Mikrotom: 1 Theilstrich gleich 0,01 mm.

Fig. 1. 1 Theilstrich dicker senkrechter Querschnitt durch die untere Lippe des Pferdemaules (Text S. 6). Ungefärbter Schnitt in Canadabalsam montirt. Auf Kernfärbung und Zeichnung derselben ist verzichtet worden, da nicht alle Kerne in einem so dicken Schnitte gezeichnet werden können und daher die Auswahl der zu zeichnenden Kerne eine willkürliche sein müsste. Der Schnitt musste aber mindestens die Dicke eines Theilstriches haben, um die Gestalt der Chromatophoren zum Ausdruck zu bringen; dasselbe gilt von Fig. 2, 3 und 4.

Fig. 2. Grosse Chromatophorenfigur aus der Conjunctiva bulbi des Ochsen. Die Conjunctiva ist flach ausgebreitet in Canadabalsam eingebettet worden. Man beachte die Beziehungen

1) Seite 333 l. c. sagt Langerhans: ... so ist die Frage nach ihrer Natur eine viel schwerer zu beantwortende. Epithelzellen können es nach ihrer Gestalt nicht sein.

der durch die Pigmentkörnerkreise kenntlichen Epithelzellen zu der Figur. R ein Riss im Präparat. Text Seite 6, 7.

Fig. 2a. Photographie derselben Stelle bei schwacher Vergrösserung. Die inmitten der Chromatophorenfiguren liegende Figur ist leicht als die in Fig. 2 gezeichnete erkennbar. Die nach links oben stehenden Aeste entsprechen den bei Fig. 2 mit a bezeichneten, während die in Fig. 2 mit b bezeichneten Aeste nur undeutlich, weil in anderer Ebene liegend, in der Photographie wiedergegeben sind.

Fig. 3. 1 Theilstrich dicker senkrechter Querschnitt durch einen schwarzen Fleck am After des Pferdes. Schön ausgebildete, netzartig anastomosirende Chromatophoren-Figuren. Die Chromatophore bei a greift scheinbar von einem Retozapfen zum anderen über die Papille herüber. Die begleitenden zerstreuten Pigmentkörner beweisen den epidermalen Zusammenhang der scheinbar durch die Papille b getrennten Epidermisleisten an dieser Stelle. Text S. 6.

Fig. 4. 1 Theilstrich dicker Flachschnitt durch den pigmentirten Rand der Conjunctiva palpebrar. eines alten Hundes. Getroffen sind die unteren Kanten zweier Epithelleisten. Aus der netzförmigen Anordnung des Pigments erkennt man leicht, dass es im Protoplasma der Epithelien selbst liegt. Ein senkrechter Querschnitt durch dieselbe Gegend gab ein ähnliches Bild wie Fig. 3. Text Seite 7, 8.

Fig. 5. $^1/_4$ Theilstrich dicker Schnitt desselben Objektes wie Fig. 3. Alauncarmin, Protoplasmafaserfärbung. Die Chromatophoren a, b liegen in Hohlräumen, die durch die Blähung derselben und durch ihre in Folge der Alkoholfärbung erfolgte Schrumpfung entstanden sind. Dieselben Hohlräume sind in Fig. 6 und 7 um die Chromatophoren sichtbar; man sieht an den Figuren, dass die Chromatophoren sich nach der Gestaltung des zusammenhängenden Protoplasmas der Gesammtheit der Epithelzellen richtet, besonders deutlich bei c, d, e. Die Chromatophore a hat die Epithelzelle f platt gedrückt, so dass diese mit ihren langgeschwungenen Protoplasmafasern durchaus nicht mehr den gewöhnlichen Vorstellungen von der Gestalt einer Epithelzelle entspricht. Zahlreiche Epithelzellen sind so getroffen, dass die Kerne nicht im Schnitte liegen, so besonders die ganze Partie bei g, wo zahlreiche Kuppen, Kanten und Ecken von Zellen sichtbar sind. Die als solche deutlich erkennbaren Bindegewebsfasern sind blau, die Bindegewebskerne roth.

Fig. 6. $^1/_3$ Theilstrich dicker Schnitt. Epithelzellenpartie aus demselben Objekt wie Fig. 1, deshalb abgebildet, weil die langen Chromatophorenfortsätze deutlich dem Protoplasmafaserverlauf folgen und dadurch beweisen, dass sie aus ihnen hervorgegangen sind.

Fig. 6a. $^1/_3$ Theilstrich dicker Schnitt. Chromatophoren aus demselben Objekt wie Fig. 1, dasselbe beweisend wie Fig. 5.

Fig. 7. Objekt wie Fig. 3. $^1/_4$ Theilstrich dicker Schnitt. Die Chromatophore liegt in dem durch die Härtung entstandenen Hohlraum und schickt nach links einen mächtigen Pigmentast, der die Verbindung mit der Zelle a darstellt und mitten zwischen den Fasern, die die Zellen b und c verbinden, hindurchtritt. Während dieses Verlaufes sendet der Ast zwei kleine Reiserchen zur Zelle d, zwei Reiserchen zur Zelle c. Während die Kuppe der Zelle c noch nicht pigmentirt ist, hat der Pigmentast die Kuppe der Zelle e und den unteren Theil der Zelle a erfasst, sendet nach unten wieder je 2 Pigmentreiserchen zur Zelle e und f und verschiedene zu den oberen Stachelzellen. Die benachbarten Pigmentreiserchen der Zellen c und e und der Zellen e und f bilden scheinbar eine einheitliche Abzweigung.

Fig. 8. Basalcylinderzellenreihe aus der Katzenpfote; Alauncarmin. $^1/_4$ Theilstrich dicker Schnitt. Das Pigment in Reihen geordnet und zum Theil scheinbar intercellulär in Lymphspalten liegend.

Fig. 8a. Dasselbe mit Protoplasmafaserfärbung, zeigend, dass das Pigment der Protoplasmafaserrichtung folgt und aus ihnen hervorgeht.

Fig. 9. a) Normale nicht pigmentirte Basalcylinderzelle. b) Pigmentirte Basalcylinderzelle.

Im 41. Bande dieses Archives, S. 581 hat Behn „Studien über die Verhornung der menschlichen Haut“ veröffentlicht. Da Behn meine diesbezüglichen Untersuchungen (Arch. f. Dermat. und Syphil., Jahrg. 1890) nicht erwähnt, sehe ich mich veranlasst, auf dieselben als frühere und umfänglichere hinzuweisen, deren ein und nicht einmal der wichtigere Theil durch die Behn'sche Untersuchung seine Bestätigung findet.

(Aus dem Laboratorium für allg. Pathologie und Histologie zu Pavia.)

Ueber den Ursprung des Nervus acusticus.

Von

Dr. med. **Luigi Sala,**
Privatdozent an der Universität Pavia.

Hierzu Tafel III und IV.

Der Nervus acusticus besitzt bekanntlich zwei Wurzeln, welche nicht in derselben Ebene entspringen und als Radix anterior oder interna und Radix posterior oder externa unterschieden werden. Dieselben entspringen getrennt im Innern der Medulla oblongata und vereinigen sich an der Stelle ihres Austritts an dem Seitentheile des Bulbus.

Die hintere Wurzel, welche in einer etwas tiefer gelegenen Ebene als die vordere Wurzel liegt, beschreibt in ihrem interbulbären Verlaufe eine Kurve mit der Convexität nach aussen und hinten und der Concavität nach vorn und innen, in welcher das corpus restiforme eingeschlossen liegt; die vordere Wurzel schlängelt sich, um nach aussen zu gelangen, zwischen der aufsteigenden Wurzel des Trigeminus und dem Corpus restiforme selbst hindurch und vereinigt sich schliesslich mit der Radix posterior an der Austrittsstelle aus der Medulla oblongata.

Für diese beiden Wurzeln wurden von den Autoren 3 Ursprungskerne beschrieben: 1) Der Nucleus dorsalis seu posterior im Boden des 4. Ventrikels; 2) der Nucleus externus seu Deiters's Kern (Laura), welcher in der Ebene der vorderen Wurzel liegt, an der inneren Seite und etwas hinter dem corpus restiforme; 3) der Nucleus anterior seu ventralis, welcher seinen Sitz an der Stelle hat, wo die beiden Wurzeln sich schon vereinigt haben, also in nächster Nähe ihres Austritts nach aussen. Eine

Arbeit über den Ursprung des Nervus acusticus, welche im Jahre 1885 von dem Doctor B. Onufrowicz (1) publicirt wurde, in welcher mit grosser Sorgfalt die einschlägige Literatur zusammengestellt ist, überhebt mich der Mühe, hier auf die verschiedenen Meinungsäusserungen der Autoren (bis zu dieser Epoche) einzugehen und die Theilnahme aller dieser Kerne an der Bildung der Wurzeln des Hörnerven näher zu erörtern.

Ich will nur daran erinnern, was den äusseren Kern betrifft, dass die alte von Deiters (2) ausgesprochene Ansicht, dass die Wurzelfasern des Acusticus von den Zellen dieses Kernes nicht gebildet würden, von der Mehrzahl der Autoren nicht angenommen und erst lange Zeit nachher von Laura (3) bestätigt wurde. Letzterer giebt an, dass er niemals einen Fortsatz dieser Nervenzellen habe sehen können, welcher sich nach aussen in der Richtung der vorderen Wurzeln gewendet habe. Später sah von Monakow (4), bei Gelegenheit der halbseitigen Rückenmarkdurchschneidung eines neugeborenen Kaninchens an dem unteren Theil der Pyramidenkreuzung, diesen Kern eigenthümlich atrophirt, während alle Wurzeln des Acusticus keine Veränderung zeigten; auch er bestreitet deshalb die Beziehungen zwischen den Zellen dieses Kernes und dem Gehörnerv und bringt sie an Stelle dessen in Beziehung zu dem Funiculus cuneatus, indem er sie als einen Kern des letzteren betrachtet.

Spätere nach der Experimentalmethode Gudden's ausgeführte Untersuchungen bestätigten schliesslich die Ansichten Deiters's und Laura's; Forel (5), Forel und Onufrowicz (6), Onufrowicz (1), Baginsky (7) gelang es, wenn sie den Nerven-acusticus an einer mehr peripherisch gelegenen Stelle zerstörten oder zerschnitten, niemals eine Atrophie im äusseren Kern zu erzeugen. Die gleiche Thatsache beobachtete schliesslich Mingazzini (8) an mit Carmin gefärbten Gehirnschnitten vom Kaninchen, welchem Gudden an einer Seite den Nervus facialis und den Nervus acusticus exstirpirt hatte; andrerseits constatirte Mingazzini bei einem neugeborenen Kaninchen, bei welchem der Pedunculus cerebelli medius isolirt entfernt worden war, eine eigenthümliche Atrophie der Corpus restiforme der operirten Seite, welche begleitet war von einem Schwund der Zellen der dorso-lateralen Portion des Deiters'schen Kernes, während auf beiden Seiten

die Wurzelfasern des Acusticus vollständig intakt geblieben waren.

Andere Autoren erklärten im Gegensatz dazu immer wieder, dass aus den Zellen des Nucleus externus sowohl im Ganzen (Freund, 9) als auch theilweise (Bumm, 10) die Fasern des Acusticus gebildet werden. Auch Obersteiner (11) versichert noch in der neuesten Ausgabe seines Werkes über die Anatomie der Nervencentren, dass der grösste Theil der Fasern der vorderen Wurzel seinen Ursprung aus dem Deiters'schen Kern nähme.

Auch bei dem hinteren oder dorsalen Kerne wird über dieselbe Frage debattirt, ob er ein wirklicher Ursprungskern des Nervus acusticus ist. Bis vor kurzem glaubte man in der That, dass aus ihm die Fasern der hinteren Wurzeln hervorgingen. Da war es zuerst im Jahre 1885 Forel (5), welcher anfing, den Zusammenhang zwischen diesen Zellen und dem Gehörnerv zu bezweifeln. Allmählich constatirten Onufrowicz (1) und Baginsky (4), indem sie bei Kaninchen das VIII. Nervenpaar zerstörten, zwar eine Atrophie der hinteren Wurzel, aber keine Veränderung im hinteren Kern. Später kam auch Bechterew (12), welcher diese Frage nach der Embryonalmethode Flechsig's studirte, zu denselben Schlüssen. Edinger (13) im Gegentheil hält die Ansicht aufrecht, dass von dem hinteren Kerne die vordere Wurzel des Acusticus ihren Ursprung nimmt. Dasselbe bestätigt auch Obersteiner für einen Theil der Fasern dieser Wurzel.

Bezüglich des vorderen oder ventralen Kerns sind alle einstimmig der Ansicht, dass er wirklich zu dem Nervus acusticus gehört; aber da in diesem charakteristische fetthaltige, kugelige Nervenzellen mit wenigen Fortsätzen und mit einer kernhaltigen Bindegewebskapsel umgeben enthalten sind, so wird er von einigen Autoren weniger als ein wirklicher Ursprungskern, sondern vielmehr als ein Nervenganglion betrachtet, analog einem Spinalganglion, nach der Ansicht der Meisten der hinteren Wurzel angehörig; und der wirkliche Ursprungskern des Acusticus, im eigentlichen Sinne des Wortes, würde an Stelle dessen jene kleine Menge von grauer Substanz sein, welche den vorderen Kern und die hintere Wurzel dieses Nerven einschliesst und welche Stieda als „Tuberculum laterale" und Stilling als „Nacken des Kleinhirnschenkels" bezeichnet hat. Diese beim

Menschen sehr wenig entwickelte Partie ist um so besser bei den niederen Thieren zu sehen und entspricht dem Tuberculum acusticum Mayser's bei den Knochenfischen.

Forel (5) und Onufrowicz (1) betrachten gerade den vorderen Kern als ein modificirtes, der hinteren Wurzel des Acusticus angehöriges Ganglion und das Tuberculum laterale als einen Ursprungskern dieses Nerven; geradeso wie die Rinde des Tuberculum quadrigeminum superius ein Kern des Sehnerven ist. Auch nach Freund (9) ist der Nucleus anterior ein Ganglion und nach v. Monakow (14) und Baginsky (7) steht der Ursprung der Acusticusfasern aus dem Tuberculum laterale absolut ausser jedem Zweifel.

Ueberzeugt, dass der unter den einzelnen Autoren herrschende Mangel an Uebereinstimmung hinsichtlich der Betheiligung der verschiedenen obenerwähnten Kerne an dem Ursprung der Wurzelfasern des VIII. Nervenpaars im Wesentlichen auf der Unzulänglichkeit der bisher angewandten Untersuchungsmethoden beruht, habe ich nicht nur einem privaten Interesse Rechnung zu tragen geglaubt, indem ich das Studium dieser Fragen mit einer Methode in Angriff nahm, welche, besser als alle anderen, mich in den Stand setzt, den nervösen Fortsatz der die verschiedenen Kerne zusammensetzenden Zellen weit verfolgen zu können und die Art und Weise zu erforschen, wie die Wurzelfasern des Acusticus entstehen: nämlich mit der schwarzen Tinctionsmethode Golgi's mittelst Silbernitrat.

Diese schon von Vincenzi (15) zum Studium der Ursprungskerne der Hirnnerven angewendete Methode hat in der Hand dieses Forschers vortreffliche Resultate ergeben, was den XII., VII., V., (motorische Portion) Nerven und das III. Nervenpaar betrifft. Bei dem Nervus acusticus haben sich die Untersuchungen Vincenzi's auf die vorderen Wurzeln und auf den Deiters'schen Kern beschränkt und die Resultate, zu denen er gelangte und die in seiner Arbeit nur angedeutet sind, könnten den Glauben erwecken, dass wirklich aus dem Kern die Wurzelfasern des Acusticus entstünden.

Meine Untersuchungen wurden hauptsächlich bei Rinderföten und neugeborenen Katzen angestellt, bei welch letzteren die Wurzelfasern des Acusticus sehr entwickelt sind. Ein ande-

rer bemerkenswerther Grund von unzweifelhafter Wichtigkeit veranlasste mich, mich dieser Thiere zu bedienen, nämlich weil das Gehirn der neugeborenen Katze nach der Ansicht Flechsig's (16), soweit es die Entwicklung der Centralfaserbildung betrifft, beinahe dieselben Verhältnisse zeigt, wie das Gehirn des menschlichen Fötus zu einer Zeit, wo die Möglichkeit des extrauterinen Lebens beginnt.

Nucleus externus (Clarke u. Meynert), Deiters'scher Kern (Laura), Nucleus lateralis (Stieda), medianer Kern der vorderen Wurzel (Krause), lateraler Theil des Nucleus superior (Henle), Nucleus magno cellularis (Roller).

Die Zellen, welche diesen Kern bilden, sind in ein dichtes Netzwerk feinster Fibrillen eingeschlossen, welches eine undeutlich begrenzte Zone im inneren Theil des Pedunculus cerebelli inferior (Taf. III, Fig. 1 u. 2, n. D.) einnimmt; sie haben gewöhnlich eine unregelmässig polygonale Form und messen durchschnittlich 20—30 μ im Durchmesser. Von ihrer Zelloberfläche gehen lange, wenig verzweigte protoplasmatische Fortsätze aus, unter welchen durch seine bekannten Eigenthümlichkeiten der ziemlich starke Nervenfortsatz leicht zu unterscheiden ist, so dass man ihn auf grosse Entfernungen von der Zelle verfolgen kann (Taf. III, Fig. 10; Taf. IV, Fig. 9—11). Ich habe nicht feststellen können, dass die Nervenfortsätze dieser Zellen sämmtlich eine bestimmte Richtung einschlagen: so verlaufen sie zum grösseren Theil gegen die Linea mediana, d. h. gegen die Raphe und nach vorn gegen die obere Olive und gegen die Kerne der Seitenstränge; dorsalwärts gegen den Boden des 4. Ventrikels hin verlaufen nur sehr wenige und ebenfalls sind nur wenige, welche lateralwärts gegen das Corpus restiforme verlaufen, um zwischen die Fasern desselben einzudringen; ich glaube nicht, dass die geringe Zahl der zu dem Deiters'schen Kern gehörigen Zellen, welche zu dem Corpus restiforme durch Vermittlung ihres Nervenfortsatzes in Beziehung treten, die Annahme gestattet, dieser Beziehung das Auftreten der Degeneration in diesem Kerne zuzuschreiben, welche der von Monakow bei der halbseitigen

Durchtrennung des Rückenmarks unterhalb der Pyramidenkreuzung beobachtet wurde.

Diese Degeneration lässt sich um so leichter erklären, wenn man seine Aufmerksamkeit auf den Typus richtet, welchen diese Zellen zeigen, und auf die vorwiegende Richtung ihres Nervenfortsatzes, welchen man, wie erwähnt, auf weite Strecken ungetheilt ins Innere und nach vorn verfolgen kann, und welchen man (in dieser weiten Ebene) in dieses Fasersystem eindringen sieht, das unter dem Namen: „Formatio reticularis" bekannt ist und welches v. Monakow bei seinen Versuchen auf der operirten Seite sehr reducirt fand.

So wenig man über den Ursprung der die Formatio reticularis bildenden Fasern weiss, soviel scheint doch sicher, dass in dieselbe sich Fasern fortsetzen, welche aus den Vorder- und Seitensträngen der Medulla spinalis stammen; man begreift daher, dass sie sich nach der von v. Monakow ausgeführten Durchschneidung reducirt zeigten und dass der Deiters'sche Kern, welcher mit diesem Fasersystem in direkter Verbindung steht, gleichzeitig verändert erschien. Und von Monakow, derselbe, welcher zuerst das Auftreten einer Veränderung durch die Annahme einer Beziehung zwischen dem Deiters'schen Kern und dem Funiculus cuneatus erklärt hatte, nachdem Vejas (17) diese seine Annahme für unhaltbar erklärt hatte (weil bei einem Kaninchen, bei welchem zur Rechten der Funiculus cuneatus und der Funiculus gracilis und die bezüglichen Kerne entfernt worden waren, die Atrophie des Deiters'schen Kerns sich nicht bestätigte), liess diese seine ursprüngliche Meinung fallen, um das Vorhandensein einer Beziehung zwischen diesen Zellen und der Formatio reticularis anzuerkennen[1]), wenn es ihm auch noch nicht gelungen ist, diese Beziehung nachzuweisen. Andererseits setzt eine so tiefe Atrophie, wie sie von v. Monakow bei dem Deiters'schen Kern beobachtet worden ist, eine innige direkte Beziehung zwischen den Zellen und den verletzten Theilen voraus, wie sie nur zwischen den Zellen und den Fasern des rechten Typus stattfinden kann.

1) Cf. die Bemerkung von Monakow's in dem Referat über die Arbeit von Vejas im Neurolog. Centralblatt 1885, No. 6, S. 138.

Auch die schwarze Färbung schliesst aus, dass die Zellen dieses Kernes an der Bildung der Wurzeln des Nervus acusticus Theil nehmen. Diese meine Erfahrung weicht in mancher Beziehung von den Schlüssen ab, zu denen Vincenzi gelangte, welcher, obgleich er sich derselben Methode bedient hat, bezüglich des Deiters'schen Kerns sagt: „Wenngleich auch ich Zellen gefunden habe, deren Verlängerung nach der Raphe zugeht, so habe ich doch constatiren können, dass viele Zellen ihre Fortsätze zum Acusticus schicken, und konnte sie bis zum Austritt des Nerven verfolgen (15)." Es ist natürlich, dass ich nach diesen Behauptungen Vincenzi's mit um so grösserer Sorgfalt versucht habe, mir einen exakten Ueberblick über die Art des Verlaufes des functionellen Fortsatzes einer jeden zu diesem Kern gehörigen Zelle zu verschaffen; aber soviel Schnitte des verlängerten Markes ich auch untersucht habe, so vermochte ich doch nicht mit Sicherheit zu erkennen, dass der Nervenfortsatz einer dieser Zellen in die vordere Wurzel des Acusticus einträte, um so weniger habe ich irgend einen bis zum Austritt des Nerven verfolgen können. Andererseits erwecken die kurze Beschreibung und besonders die Lage, welche Vincenzi dem Deiters'schen Kern zuschreibt („zwischen dem Pedunculus cerebelli inferior und der aufsteigenden Wurzel Trigemini"), die Vermuthung, dass dieser Autor als zugehörig zu dem äusseren Kern des Acusticus gewisse nervöse Elemente angesehen hat, welche bei manchen Thieren (Vincenzi sagt nicht, bei welchen Thieren er seine Untersuchungen angestellt hat) sich in relativ grosser Zahl zwischen den Fasern der vorderen Wurzel dieses Nerven finden, besonders bei seinem Eintritt in die Medulla oblongata, und welche im Gegentheil bei der Katze (bei welcher ich meine Untersuchungen angestellt habe), wie bekannt, äusserst spärlich sind. In seltenen Fällen, in welchen ich das Silbernitrat irgend eines dieser Elemente schwarz gefärbt hatte, gelang es mir niemals, den Nervenfortsatz weiter verfolgen zu können.

Lateral- und dorsalwärts von dem Deiters'schen Kern trifft man eine kleine Gruppe rundlicher Nervenzellen (Taf. III, Fig. 2, n. B.), welche einen Durchmesser von 40—45 μ besitzen und mit starken und langen, wenig verzweigten Protoplasmafortsätzen versehen sind, die mit einer sehr breiten Basis auf der Zellcon-

tour aufsitzen, so dass die Zelle eine Sternform annimmt. Der sehr lange, relativ dicke, spärlich verzweigte Nervenfortsatz lässt sich auf weite Strecken hin in seinem geradlinigen, bisweilen auch unterbrochenen Verlaufe verfolgen (Taf. III, Fig. 2 u. 5). Diese Elemente erinnern durch ihre Form und durch die Art und Weise des Verhaltens ihres funktionellen Fortsatzes, an die grossen Zellen der Vorderhörner des Rückenmarks.

Die Richtung des Nervenfortsatzes ist eine verschiedene; vorwiegend richtet er sich nach innen gegen die Raphe (Taf. III, Fig. 3, n. B.); einige gehen nach vorn und durchziehen das feine Netz, in welchem die Zellen des Deiters'schen Kerns eingeschlossen sind, ohne indess an ihrer Bildung Theil zu nehmen; niemals habe ich einen dieser Nervenfortsätze nach aussen gegen das Bündel der die Radix interna oder anterior des Acusticus bildenden Fasern sich wenden sehen.

Diese Zellen bilden den sogenannten Bechterew'schen Kern oder den Nucleus angularis und sind von Bechterew zu einem Theil der Fasern der vorderen Wurzel des Acusticus in Beziehung gebracht (daher stammt auch die Bezeichnung „Hauptkern des Nervus vestibularis", welche von Flechsig vorgeschlagen wurde (18 und 12)). Die Richtung und der Verlauf des funktionellen Fortsatzes dieser Elemente einerseits und andererseits die später von uns kurz zu erörternde Art des Verhaltens der Fasern der vorderen Wurzel des Acusticus, gestatten mir nicht, der Auffassung Bechterew's beizutreten. Ich halte es vielmehr für wahrscheinlicher, dass auch aus diesen Zellen die Fasern entspringen, welche in die Formatio reticularis eindringen. Von Monakow giebt in der That an, dass die im Deiters'schen Kern aufgetretene Atrophie im dorsalen und lateralen Theil desselben deutlicher war; es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass gerade die Zellen des Bechterew'schen Kernes, die sich hier finden, atrophisch waren.

Wenn man den Deiters'schen und den Bechterew'schen Kern an Schnitten der Medulla oblongata untersucht, welche mit Hämatoxylin nach der Weigert-Pal'schen Methode (Taf. IV, Fig. 1 u. 2) gefärbt sind, so erkennt man deutlich, dass das ganze Gebiet dieser Kerne von zahlreichen Medullafasern

durchsetzt ist, welche ein System bilden, das von Meynert die „innere Abtheilung des Kleinhirnschenkels“ genannt ist.

Die Autoren, welche sich speziell mit dieser Gegend beschäftigt haben (Flechsig, Bechterew, von Monakow, Baginsky, Vejas und andere), sind nicht vollständig über die Beschaffenheit derselben einig; sicherlich verlaufen darin Fasersysteme von verschiedenem Ursprung und verschiedener Bedeutung.

Bei meinen Präparaten, von welchen die beiden Figuren auf Tafel IV mit dem Zeichenprisma abgezeichnet sind, kann man hinreichend leicht constatiren, dass die innere Portion des Kleinhirnschenkels, in dessen Verlauf der Deiters'sche und der Bechterew'sche Kern liegen, von fast drei Reihen verschiedenartiger Fasern durchlaufen wird.

Die einen (Taf. IV, Fig. 2 a) sind Fasern, welche zu der vorderen Wurzel des Acusticus gehören, in dem ganzen Gebiet des Deiters'schen Kerns zerstreut liegen und sich nach aussen in einem starken Bündel, welches zwischen der aufsteigenden Wurzel des Trigeminus und dem Corpus restiforme hindurchläuft und sich dann nach aussen von der Medulla wendet, an der Austrittsstelle mit der hinteren Wurzel desselben Nerven vereinigen.

Andere Fasern (Taf. IV, Fig. 2 b) gehören zu dem System, welches Edinger (13) nennt: „direkte sensorische Kleinhirnbahn“, deren Fasern nach einigen Autoren zum Theil in den Stamm des Acusticus eindringen und eine Verbindung zwischen diesem Kern und dem Kleinhirn darstellen sollen.

Ein drittes von den vorher beschriebenen wohl unterschiedenes Fasersystem vereinigt sich ein wenig nach innen gegen die Medianlinie (Taf. IV, Fig. 2 c) zu unter dem Bilde eines kleinen Bündels von Fasern, welche bei Querschnitten der Medulla oblongata schräg geschnitten erscheinen und zuerst von aussen nach innen und dann von hinten nach vorn gegen die obere Olive derselben Seite verlaufen. Diese Fasern gehören zu den Striae acusticae oder Striae medullares, welche, wie wir später sehen werden, zum grössten Theil ihren Ursprung im Tuberculum acusticum nehmen.

Nucleus posterior (Laura), Hauptkern des Acusticus (Schwalbe), centraler Acusticuskern (Stieda),

innerer Acusticuskern (Clarke-Meynert), medialer Kern der hinteren Wurzel (Krause), medialer Theil des Nucleus superior (Henle).

Dieser im Boden des vierten Ventrikels, dorsal- und lateralwärts vom Deiters'schen Kern gelegene Kern, hat keine recht bestimmten Grenzen. Seine Zellen vermischen sich, so zu sagen, mit denen des Deiters'schen Kernes, von denen sie sich nur durch ihre geringere Grösse unterscheiden (18—20—22 μ Durchmesser). Sein Nervenfortsatz, gleichfalls ungetheilt (Taf. III, Fig. 6, 7) und meist sehr lang, lässt sich hauptsächlich nach vorn und einwärts verfolgen. Nachdem er sich von dem Zellkörper losgelöst hat, scheint er sich zuerst nach aussen in der Richtung der Striae acusticae zu wenden; nach einer kleinen Strecke aber macht er eine mehr oder weniger deutliche Krümmung und wendet sich, wie erwähnt, nach innen und vorn.

Die Art des Verhaltens des funktionellen Fortsatzes und die Richtung, welche er einschlägt, schliessen jede Beziehung zwischen diesen Elementen und der vorderen und hinteren Wurzel des Acusticus aus. Diese Zellen gehören, ebenso wie die des Deiters'schen Kerns, zu dem ersten Typus und geben aller Wahrscheinlichkeit nach auch den Fasern den Ursprung, welche in das Innere der Formatio reticularis eintreten.

Nucleus anterior (Meynert), Nucleus acustici accessorius (Schwalbe), Nucleus acusticus lateralis (Henle), lateraler Kern der vorderen Wurzel (Krause), Nucleus ventralis (Edinger). Mit der Beschreibung des vorderen Kerns ist die des Tuberculum laterale Stieda's, welche, wie eine Kappe, diesen Kern bedeckt, innig verknüpft.

Onufrowicz (1) und Baginsky (7) unterscheiden bei diesem Tuberculum 3 Lagen: eine innere, eine mittlere und eine äussere oder peripherische Lage; doch stimmen die Beschreibungen der beiden Autoren nur hinsichtlich der mittleren Lage überein, welche Onufrowicz, wie Baginsky, als aus grossen, langen, radialwärts gestellten Zellen zusammengesetzt beschreiben: betreffs der beiden anderen Lagen gehen die Ansichten der beiden genannten Autoren auseinander.

Die äussere Lage enthält nach Onufrowicz vorwiegend kleine rundliche Nervenzellen, welche er mit sogenannten Körnern vergleicht, während nach Baginsky umgekehrt diese Lage aus einer feingekörnten Grundsubstanz bestehen soll, welche einige spärliche sehr feine Nervenfasern gleichsam als Verlängerung der darunter liegenden Schicht und einige kleine runde Ganglienzellen enthalten soll.

Analoge Meinungsdifferenzen bestehen hinsichtlich des tiefen Stratums, welches nach Onufrowicz hauptsächlich aus markhaltigen Fasern besteht, zwischen denen sich ausserdem kleine multipolare Ganglienzellen vertheilt befinden, Zellen, von denen Baginsky nicht feststellen konnte, ob sie wirklich existiren.

Die von mir angewandte Methode liefert sehr klare Resultate bezüglich der Struktur dieses Tuberculum laterale und bezüglich der wechselseitigen Beziehungen, welche die dasselbe bildenden Elemente unter einander und mit den Wurzeln des Acusticus darbieten.

Ich unterscheide gleichfalls darin 3 Schichten:

1. Eine dünne peripherische Schicht (Taf. III, Fig. 1—1^{0} s. t. l.), gebildet aus einer Reihe von Ependymzellen, unterhalb der sich spärliche Neurogliazellen und einige spärliche, kleine rundliche Nervenzellen finden, welche mit zahlreichen, nicht sehr langen, protoplasmatischen Fortsätzen versehen sind und einen Nervenfortsatz besitzen, welcher sich vorzugsweise nach innen wendet und eine kurze Strecke weit mehr oder weniger reichliche Verzweigungen ausschickt, um dann im Ganzen in das reiche Nervennetz einzudringen, welches sich in dem ganzen Dickicht des Tuberculum vertheilt findet, etwas dicker nach innen, weniger nach der Peripherie zu. Ich glaube nicht, dass Onufrowicz, indem er die verkümmerten Zellen mit den sogenannten Körnchen, die sich hier vorfinden, citirt, dabei auf die sogenannten Granula des Kleinhirns anspielen will, weil der Unterschied zwischen diesen und den eigentlichen nervösen Elementen dieser Schicht ein enormer ist. Bekannt ist ja der eigenthümliche Anblick, welchen die Granula des Kleinhirns gewähren, die ganz charakteristische Art der Bildung und der Verzweigung ihrer protoplasmatischen Fortsätze, und das Verhalten des Nervenfort-

satzes; aber wegen dieser ganz charakteristischen Eigenschaften trennen sich die Granula des Kleinhirns von den in Rede stehenden Zellen; diese haben einen grösseren Durchmesser, dickere und stärker verzweigte Protoplasmafortsätze und einen Nervenfortsatz, der sich gänzlich in dem Netze verliert.

In dieser ersten peripherischen Schicht, besonders in ihrer mehr nach innen gelegenen Portion, finden sich noch spärliche markhaltige, sehr zarte Fasern, welche eine nicht recht bestimmte Richtung haben; daher kommt es, dass sie bei transversalen Schnitten durch das Tuberculum als zerbrochene kleine Stückchen oder als kleine Punkte erscheinen und so den Glauben erwecken, als ob dort ein wirkliches, nach aussen sehr lockeres, nach der Tiefe zu etwas weniger lockeres Netz von Markfasern vorhanden wäre (Taf. IV, Fig. 1).

2. Eine mittlere Schicht, ein wenig dicker als die vorhergehende, aus grossen Pyramidenzellen bestehend, welche mehr oder weniger regelmässig in ein oder zwei Reihen angeordnet sind (10—12 μ breit, 20—24 μ lang) (Taf. III, Fig. 1—2° s. t. l.). Diese erinnern sowohl durch ihr Aussehen als auch durch die Art und Weise, wie sie die Protoplasmafortsätze erzeugen, an die grossen Pyramidenzellen, welche man in dem Stratum griseum circumvolutum des grossen Fuss des Hyppocampus antrifft (Taf. III, Fig. 3—6). In den Fällen, in denen es mir gelang, den Nervenfortsatz dieser Zellen eine Strecke weit zu verfolgen, schien er mir immer wenig verzweigt und sich nach hinten wendend. Sicherlich gehören diese Zellen zu dem ersten Typus Golgi's und ihr Nervenfortsatz bildet direkt eine zu der Striae acusticae gehörende Faser.

In diesem zweiten Stratum sind die markhaltigen Nervenfasern häufiger als in dem peripherischen Stratum und zeigen einen etwas grösseren Durchmesser; in Querschnitten durch das Tuberculum erscheinen sie weniger zerstückelt und das von ihnen gebildete Geflecht zeigt sich als solches nur in der äusseren Hälfte der Schicht, d. h. in der die peripherische Schicht angrenzenden Zone; in der inneren Hälfte ist der Anblick des Geflechts weniger deutlich, weil die kleinen Faserzüge dort anfangen, sich in longitudinalen Bündeln anzuordnen, welche in die Striae acusticae eintreten (Taf. IV, Fig. 1).

3. Eine tiefe Schicht, aus kleinen Nervenzellen bestehend (10—12—16 μ), von sehr runder, selten spindelförmiger Gestalt, mit zahlreichen, nicht sehr langen, aber starken und verzweigten Protoplasmafortsätzen versehen (Taf. III, Fig. 1—3° s. t. l. c., Taf. IV, Fig. 3 und 5). Den Nervenfortsatz sieht man in glücklichen Fällen, in welchen man ihn ein wenig weiter verfolgen kann (da es wegen des in dieser Schicht ausserordentlich dichten Nervennetzes nicht immer leicht ist, ihn zu finden und mit Sicherheit zu verfolgen), einen welligen Verlauf nehmen und eine kurze Strecke vor der Zelle zahlreiche Theilungen eingehen, welche sich manchmal wieder theilen in einer Weise, dass sie bald dem Auge des Beschauers entschwinden. Er geht dann völlig in der Bildung des Netzes auf.

Indess verhalten sich nicht alle Zellen dieser tiefen Schicht in der beschriebenen Weise: bei einigen (speziell bei den im hinteren Theil des Stratums gelegenen, wo es vermittelst der Striae acusticae das Corpus restiforme zudeckt) schickt zwar der Nervenfortsatz relativ reichliche Verzweigungen aus, verliert aber nirgends seine Individualität und lässt sich auch durch sehr weite Strecken verfolgen. In diesen Fällen habe ich immer constatirt, dass der Axencylinder-Fortsatz sich nach innen und hinten wendet, in der Richtung der Striae acusticae, gerade wie der Nervenfortsatz der grossen Zellen des zweiten Stratums.

In dieser letzten Schicht sind die markhaltigen Fasern ausserordentlich reichlich und zu einem dicken Bündel vereinigt (gleichwie die Striae acusticae und Striae medullares), welches das ganze Dickicht dieses Stratums einnimmt und von vorn nach hinten und von aussen nach innen verläuft, gemäss der vorderen und hinteren Richtung des Tuberculums: später werden wir sehen, dass dieses Bündel sich um das äussere Ende der Corpus restiforme herum biegt, um dann in die Medulla oblongata einzudringen; dann verlieren sich seine Fasern in dem Tuberculum laterale selbst, welches mit allen seinen Schichten als ein wirklicher Ursprungskern für die Fasern dieses Bündels angesehen werden muss.

Wir sehen in der That bei transversellen Schnitten durch das laterale Tuberculum, welche im Niveau der Striae acusticae hergestellt sind, dass die Fasern derselben, die zuerst über die

ganze vordere Partie des Tuberculums zerstreut sind, sich allmählich zu einem Bündel vereinigen, in welchem während ihres Verlaufs auch neue, in dem hinteren Theil des gleichen Tuberculums gebildete Fasern sich vereinigen. Ein Blick auf Figur 1 der Tafel IV vermag besser als jede Beschreibung eine klare Anschauung von der Vertheilung und der Art des Verhaltens der markhaltigen Nervenfasern der drei Schichten des Tuberculums zu geben [1]).

Die drei obenbeschriebenen Schichten zeigen in der ganzen Ausdehnung des Tuberculum laterale nicht dieselbe Dicke, sondern sie verdünnen sich nach hinten, bis allmählich die mittlere Schicht zu verschwinden anfängt. Das nämliche Verhalten tritt nach oben zu auf. (Taf. III, Fig. 2 r. t. l.) Diese Reduction in der Dicke der verschiedenen Schichten steht in innigem Zusammenhang mit den verschiedenen Dimensionen, welche der vordere Kern des Acusticus in seinen verschiedenen Höhenlagen aufweist.

Dieser Kern hat die Form einer dreieckigen Pyramide, mit der Basis nach vorn und oben, der Spitze nach hinten und unten. Nach aussen hin grenzt er gegen das tiefe Stratum des Tuberculum laterale, von welchem er nur unten durch die Striae acusticae gut abgegrenzt wird. In den höher gelegenen Schichten, wenn diese — die Striae acusticae — verschwunden sind, kommt der

1) Kurz nach dem Erscheinen meiner vorläufigen Mittheilung Sull' origine del Nervo Acustico — Monitore Zoologico Ital., No. 11, Nov. 1891 und Archives italien. de Biologie, t. XVI, fasc. II u. III) veröffentlichte Held einige seiner Resultate (Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1892), welche er nach Golgi's Methode bei der vorderen und hinteren Wurzel des Nervus acusticus (Nervus vestibularis und cochlearis) erhalten hatte und versichert betreffs der Striae acusticae, diese Fasern im Tuberculum acusticum endigen gesehen zu haben und zwar um Zellen desselben herum, welche mit ihren Endbäumchen an die „Faserkörbe" erinnern, die Ramón y Cajal um den Zellleib der Purkinje'schen Zellen des Kleinhirns beschrieben hat. Ohne die Resultate, welche dieser Autor erhielt, bestreiten zu wollen, muss ich doch hervorheben, dass es mir niemals gelang, einen dieser Endfaserkörbe zu beobachten, weder um die Pyramidenzellen der zweiten Schicht des Tuberculum, noch um die runden Zellen der tiefen Schicht; ich constatirte im Gegentheil, dass, seien es nun die einen Zellen, seien es die anderen, sie Fasern bildeten, die entweder direkt oder indirekt in den Stamm der Striae acusticae eintreten.

vordere Kern in Berührung mit dem tiefen Stratum des Tuberculum laterale und die Zellen des einen und anderen Theils vermischen sich unter einander. So kommt es, dass, wenn man vollkommen transversale Serienschnitte durch die Medulla oblongata macht, in den distalen Schnitten anfangs nur die vordere Portion des Kernes zum Vorschein kommt und erst ganz allmählich, je weiter man nach oben kommt, das von ihm eingenommene Gebiet nach und nach erscheint, bis es in seiner ganzen Ausdehnung vorliegt, als ein Dreieck mit der Spitze nach hinten und ein wenig nach innen, mit der Basis nach vorn und aussen. In dem Maasse als das Gebiet des vorderen Kernes wächst, wird das von dem Tuberculum laterale eingenommene Gebiet kleiner (Taf. III, Fig. 1, 2 u. 3, u. a.).

Die Zellen, welche diesen Kern zusammensetzen, zeigen nicht in allen Theilen desselben die nämlichen Charaktere. (Taf. III, Fig. 3 u. a.) Gegen den mehr centralen Abschnitt des Kerns zu, d. h. an der Spitze des von ihm eingenommenen dreieckigen Raumes, finden wir nicht sehr grosse, meist sehr runde Nervenelemente (12—18 μ im Durchmesser), deren Nervenfortsatz sich genau, wie bei den Nervenzellen des zweiten Typus verhält, d. h. er theilt sich wiederholt, so dass er sich in einem sehr feinen Netzwerk verliert, welches die ganze Ausdehnung des Kernes einnimmt. Einzelne dieser Zellen bilden einen Nervenfortsatz, welcher, nachdem sie zahlreiche Verzweigungen ausgesandt haben, sich bis zum Stamm des Acusticus, auch ausserhalb des verlängerten Marks verfolgen lässt. (Taf. IV, Fig. 10.)

Je mehr wir uns nach dem peripheren Theil des Kernes, d. h. nach vorn wenden, um so mehr sehen wir an der Stelle der kleinen oben beschriebenen Zellen andere, grössere (30—35 μ), vorwiegend runde Elemente mit spärlichen, aber kräftigen und wenig verzweigten Protoplasmafortsätzen treten. (Taf. III, Fig. 3 u. a. Taf. IV, Fig. 4, 6, 7, 8.) An der Basis des von dem vorderen Kern eingenommenen Gebietes, an der Austrittsstelle des Acusticusstammes, finden wir nur mehr diese grossen, der Protoplasmafortsätze fast baaren Elemente, welche, wenn man sie bei Carminfärbung untersucht, auch von einer kernhaltigen Bindegewebskapsel umgeben erscheinen — mit einem Wort, diese Elemente verhalten

sich wie die wahren peripheren Ganglienzellen, wie sie den Spinalganglien eigen sind.

In dem vorderen Kern finden wir also einen allmählichen Uebergang von Elementen, welche alle Charaktere der centralen Nervenzellen haben, bis zu solchen Elementen, welche durch die Gesammtheit ihrer Charaktere an die peripheren Nervenzellen erinnern.

Sehr interessant ist die Art des Verhaltens des Nervenfortsatzes dieser Zellen. Dieser, welcher zwischen den protoplasmatischen Fortsätzen leicht zu erkennen ist, schickt keine Verzweigungen aus und hat meist einen geradlinigen, nach vorn und hinten gerichteten Verlauf und endet in einer mehr oder weniger grossen Entfernung von dem Ursprung aus der Zelle, indem er sich meist rechtwinklig mittelst einer kleinen Ausbreitung auf einer zur vorderen oder hinteren Wurzel des Acusticus gehörigen Faser einpflanzt, in unmittelbarer Nähe seines Austritts nach aussen. Ich habe Wurzelfasern des Acusticus, die aus dem Nervennetz des vorderen Kerns stammten, auch mit zwei Nervenfortsätzen zweier verschiedener Zellen in Beziehung treten sehen, welche sich rechtwinklig in geringer Entfernung von einander zu einer Faser vereinigten. Andere Male ist es nicht der Nervenfortsatz einer dieser Zellen, welcher sich in eine Faser des Acusticus einsenkt, sondern umgekehrt eine Faser dieses Nerven (meist zur vorderen Wurzel gehörig), welche, nachdem sie in die Nähe der Austrittsstelle dieses Nerven aus dem Bulbus gelangt ist, anstatt auszutreten, sich rechtwinklig und mit einer geringen Ausbreitung in einen Nervenfortsatz einsenkt; und dann begiebt sich dieser letztere, nachdem er diese innige Beziehung eingegangen ist, zwischen die Fasern des Acusticus oder, was noch öfter vorkommt, er wendet sich nach hinten, um zwischen die Fasern des Corpus trapezoides einzudringen. (Taf. IV, Fig. 3 n. a.)

Wir sehen also, dass auch durch die Art des Verhaltens des Nervenfortsatzes die grossen peripherischen Zellen des vorderen Kerns des Hörnervs sich sehr den peripheren nervösen Elementen nähern; auch hier haben wir die Bildung wirklicher T-Fasern wie in den Spinalganglien, und das nervöse Netz dieses Theils des vorderen Kerns zeichnet sich gerade durch die weiten und regelmässigen Maschen aus, welche es der grossen Zahl von T-Fasern verdankt, die hier gefunden werden.

Auf Tafel IV (Figur 4, 6, 7, 8), auf welcher naturgetreu die Präparate mit dem Zeichenprisma wiedergegeben sind, sehen wir genau einige dieser Zellformen abgebildet, welche zu dem anderen Abschnitt des Nucleus anterior gehören, dessen Nervenfortsatz T-Fasern bildet und sich dann rechtwinklig zu den zum Acusticus gehörigen T-Fasern gesellt. Wirkliche T-Fasern, wie man sie bei Spinalganglien trifft, sind auf Figur 7 und 8 wiedergegeben. Auf Figur 4 haben wir einen sehr viel complicirteren Nervenfortsatz. Nachdem er (a) sich zuerst von der Zelle getrennt hat, verläuft er eine Strecke lang ungetheilt, pflanzt sich dann hier sozusagen rechtwinklig und mit einer breiten, dreieckigen Ausbreitung in einen kurzen und verzweigten Faserzug hinein (b), in welchen, noch dazu in einer kurzen Entfernung von einander, mit einer analogen dreieckigen Ausbreitung zwei andere reich verzweigte (c und d) Fasern eindringen, welche ich jedoch in dem dichten, im ganzen vorderen Kern weit vertheilten Fasernetz nicht weit zu verfolgen vermochte. (Taf. III, Fig. 3.)

Aber die interessanteste Anordnung ist die in Fig. 6, Taf. IV dargestellte: hier haben wir zwei Zellen, A und B, deren Nervenfortsätze (a und b) sich kreuzen, um dann in dieselbe Faser (c) eine kurze Strecke von einander entfernt sich einzupflanzen: die gleiche Faser nimmt noch an einer anderen Stelle einen anderen Nervenfaden (d) auf, welcher sich nur eine kurze Strecke weit verfolgen lässt.

Diese eben beschriebene Anordnung besitzt, wie mir scheint, eine grosse Bedeutung hinsichtlich der allgemeinen Histologie des Nervensystems und besonders wegen des Zusammenhangs der verschiedenen nervösen Elemente unter einander. Gegen die Ansicht Golgi's, welcher infolge der Resultate, die er durch seine Schwarzfärbungsmethode erhalten hatte, angegeben hatte, dass Fasern und Nervenzellen durch Vermittlung ihrer Nervenfortsätze und durch Vermittlung ihrer Verzweigungen in Verbindung mit einander stehen, erhebt sich in jüngster Zeit eine gegentheilige Ansicht, die hauptsächlich von Forel (20), His (21), Ramón y Cayal (22), Kölliker (23), van Gehuchten (24) aufrecht erhalten wird, nach welcher die verschiedenen nervösen Elemente nicht in direktem Konnex mit einander stehen sollen, sondern jede Nervenzelle mit allen ihren Fortsätzen (einschliesslich des Nervenfortsatzes) ein unabhängiges Element bilden soll,

eine Art von nervöser Einheit und nach welcher die nervöse Uebertragung des einen Elements auf das andere nicht, wie Golgi will (19), vermittelst eines Nervennetzes per continuitatem geschehen soll, sondern vielmehr per contiguitatem, vermittelst einer diffusen, in der ganzen grauen Substanz weit verbreiteten intermediären Substanz, die von His (21) als „Nervenfilz" oder „Neuropilem" bezeichnet wird, und welche gerade dazu dienen soll, den Reiz zwischen den Enden der verschiedenen Fasersysteme zu übermitteln.

Augenscheinlich erlaubt mir die obenbeschriebene Anordnung, welche vollständig mit den von Golgi erhaltenen Resultaten im Einklang steht, nicht, die Ansichten der genannten Autoren in allen Punkten zu unterschreiben. Doch wenn man den Werth der Resultate der Untersuchungen anerkennt, auf Grund deren sie die genannte Hypothese, betreffs der Uebertragung per contiguitatem formulirten, so muss man doch jedenfalls immer zugestehen, dass in bestimmten Fällen die genannte Uebertragung wirklich per continuitatem stattfindet, d. h. vermittelst der Nervenfortsätze, welche dazu dienen, die verschiedenen Elemente unter einander in Beziehung zu bringen.

Ich gehe noch weiter und sage, dass ausser der von mir gefundenen Anordnung, auch die spezielle Art des Verhaltens des Nervenfortsatzes aller Zellen, welche der vorderen Portion des vorderen Kerns angehören, gegenüber den Fasern sowohl der vorderen als auch der hinteren Wurzel des Acusticus, mich zu dem Glauben berechtigt, dass gewisse Nervenfasern, indem sie sich von ihrem centralen Entstehungsorte während ihres Verlaufes entfernen, um sich ausserhalb des Centrums zu begeben, dazu dienen können, die verschiedenen Elemente unter einander in Verbindung zu bringen, und zwar vermittelst der Nervenfortsätze, die sich direkt an sie anschliessen.

Ich habe schon oben erwähnt, wie der Nervenfortsatz einiger der peripheren Zellen des vorderen Kerns, nachdem er zu den Fasern des Acusticus in Beziehung getreten ist, direkt in das Corpus trapezoides übergeht. Bekanntlich war Flechsig (25) der Erste, welcher den Uebergang von Fasern, welche aus dem vorderen Kern des Acusticus hervorgegangen waren, nachwies. Forel (5) und Onufrowicz (1) leugnen diese Thatsache, und Baginsky erkennt sie zwar an, setzt jedoch hinzu, dass die genannten

Fasern nicht allein aus dem Nucleus anterior, sondern auch aus dem Tuberculum laterale ihren Ursprung nehmen. Die schwarze Färbung setzt die Gegenwart dieser in das Corpus trapezoides eindringenden Fasern ausser jeden Zweifel; manche von ihnen treten auch in Beziehung mit dem reichen Nervenfasernetz, welches zur Olive gehört; auch liefert die schwarze Färbung sicherere Anhaltspunkte bezüglich ihres Ursprungs. Die meisten von ihnen sind, wie schon gesagt, nur nervöse Fortsätze der grossen peripherischen Zellen des vorderen Kerns, welche hauptsächlich, bevor sie in das Corpus trapezoides eintreten, eine Faser von der vorderen oder hinteren Wurzel des Acusticus aufnehmen (häufiger von der vorderen Wurzel); aber ausser diesen finden sich hier noch andere, welche die Fortsetzung der Zweige von der T-förmigen Bifurcation des Nervenfortsatzes dieser Zellen bilden und dazu kommt, dass, nachdem der functionelle Fortsatz sich in zwei Theile getheilt hat, einer dieser Zweige sich in das Corpus trapezoides fortsetzt, während der andre in den peripherischen Stamm des Acusticus übergeht.

Hintere Wurzel des Acusticus.

In diesem pflegen die Autoren zwei Theile zu unterscheiden: 1) Eine laterale oder dorsale, in einer tieferen Ebene gelegene Portion, bekannt unter dem Namen Striae acusticae oder Striae medullares; 2) eine innere oder vordere, in einer höheren Ebene gelegene, die die wirkliche hintere Wurzel dieser Nerven darstellt, deren Fasern, wie Flechsig und Bechterew gezeigt haben, zur Schnecke verlaufen —, daher der Name Nervus cochlearis.

Striae acusticae seu medullares.

Der grössere Theil der die Striae acusticae oder medullares bildenden Fasern nehmen ihren Ursprung aus kleinen, runden Zellen des tiefer gelegenen Stratums, welche mit ihrem Nervenfortsatze, der zahlreiche Verzweigungen bildet, ein dichtes Netzwerk bilden, aus dem die Fasern hervorgehen. Wenn wir irgend eine dieser Fasern in das Innere des Netzwerkes zu verfolgen versuchen, so sehen wir, dass auch sie zahlreiche Ausläufer

schicken und sich vollständig in dem Netze selbst verlieren. Etwas weiter oben habe ich ja bereits bemerkt, wie zwischen diesen Zellen, deren Nervenfortsatz sich so verhält, sich andre finden, deren Axencylinder-Fortsatz wenige Verzweigungen aussendet und sich nach innen und hinten wendet, um direkt Fasern der Striae medullares zu bilden.

Ein kleiner Theil der Striae acusticae entsteht auch aus kleinen Zellen, die man in dem hinteren Theile des vorderen Kerns trifft, deren Nervenfortsatz sich genau so verhält, wie der der meisten Zellen des tiefen Stratums des Tuberculum laterale. Dieser kleine Theil der Striae acusticae, der so aus dem Nucleus anterior des Acusticus entsteht, entspricht ohne Zweifel denjenigen, die Held (26), in seiner jüngst erschienenen Arbeit, nennt: die centrale Bahn aus dem vorderen Acusticuskern, welche dorsalwärts zieht.

Indess nicht alle Fasern der Striae acusticae entstehen in der obenbeschriebenen Weise: einige entsenden wenige Ausläufer und man kann sie durch das ganze obenerwähnte Netz verfolgen, an dessen Bildung sie, wie man sieht, keinen Antheil nehmen. Diese Fasern, welche sicherlich zu dem ersten Typus Golgi's gehören, setzen sich, wie mir scheint, in Verbindung mit grossen spindelförmigen Zellen des zweiten Stratums des Tuberculum laterale.

Alle die zu den Striae acusticae gehörigen Fasern, welcher Art auch ihr Ursprung sei, sei es aus den Zellen der mittleren Schicht oder aus der tiefen Schicht des Tuberculum laterale oder schliesslich aus den Zellen des hinteren Theils des Nucleus anterior des Acusticus, vereinigen sich zu einem sehr starken Bündel bei der Katze, das sich dorsalwärts wendet und nach einer gewissen Strecke innen (Tafel IV, Fig. 1—3 A) die tiefe Schicht des Tuberculum laterale von dem Nucleus anterior des Acusticus trennt, hier das äussere Bündel des Corpus restiforme zudeckt, den Kopf desselben umkreist und sich dann wieder dorsalwärts wendet. Nachdem er so an den inneren Rand des Corpus restiforme gelangt ist, d. h. an den inneren Theil des Kleinhirnschenkels, theilt sich der Stamm der Striae acusticae in zwei Bündel, welche nach ihrem verschiedenen Verlauf als „äusseres" bezw. „inneres" Bündel unterschieden werden können.

Die Fasern des äusseren Bündels beschreiben eine Kurve um das hintere Ende des Corpus restiforme herum, wechseln dann

plötzlich die Richtung (Taf. IV, Fig. 1, 5), wenden sich von hinten nach vorn, indem sie gleichsam den inneren Rand des Corpus restiforme selbst streifen und verlieren sich nach kurzem Verweilen daselbst in dem dichten hier vorhandenen Fasernetz; es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie sich bis zu dem lateralen, hinteren Ende der oberen Olive begeben, wie Baginsky (7) angiebt.

Das innere Bündel (Tafel IV, Fig. 1 c), das ein wenig stärker als das vorhergehende ist, umkreist auch den hinteren Abschnitt des Corpus restiforme, aber während das erstere eine schmale Kurve beschreibt, indem es grossentheils die äussere, hintere und innere Oberfläche des Corpus restiforme streift, beschreibt das zweite umgekehrt eine sehr weite Kurve, wendet sich nach einer kurzen Strecke nach der Mittellinie zu und berührt die Oberfläche des 4. Ventrikels, von welchem es jedoch noch durch eine kleine Schicht grauer Substanz getrennt bleibt. Während dieses Verlaufes verbleibt es nicht immer in derselben Ebene, sondern in dem Maasse, als es sich von aussen nach innen wendet, geht es auch gleichzeitig nach oben, weshalb es bei Distalschnitten durch die Medulla oblongata (Tafel IV Fig. 1 c) plötzlich schräg geschnitten erscheint. In Schnitten, die ein wenig höher liegen (Tafel IV, Fig. 2 c), in welchen der Stamm der Striae medullares in ihrem äusseren und hinteren Theile allmählich aus dem Gesichtsfeld schwindet, sieht man ihn immer mehr nach innen mit seinem inneren, schräg geschnittenen Ende verlaufen: wenn dann nachher in den Schnitten die ersten Zeichen der oberen Olive und der vorderen Wurzel des Acusticus zum Vorschein kommen, dann theilt sich das innere Bündel der Striae acusticae in 2 oder 3 Bündelchen, ändert seine Richtung und verläuft von hinten nach vorn gegen die obere Olive derselben Seite zu und dringt zum Theil in das dichte Fasernetz ein, das zu der nämlichen Olive gehört.

Das Studium des Verlaufes der Striae acusticae hat in der letzten Zeit eine besondere Bedeutung erlangt, besonders infolge der Forschungen von Monakows, welcher in diesem System centrale Wege sehen möchte, welche die Kerne des Acusticus mit höheren Theilen des Gehirns verbinden. Betreffs dieser centralen Wege des Acusticus sind die Ansichten nichts weniger als übereinstimmend. Flechsig, Bechterew, Held, welche

die Fragen nach entwicklungsgeschichtlicher Methode studirten (Markscheidenbildung) glauben, dass diese Wege von Fasern gebildet werden, welche von dem ventralen Kern des Acusticus und dem Tuberculum acusticum ausgehen, in das corpus trapezoides eindringen, sich hier mit den Fasern der entgegengesetzten Seite kreuzen und vermittelst der oberen Olive und der unteren Schleife der entgegengesetzten Seite sich mit dem hinteren Vierhügelganglion verbinden. Auch Baginsky (7, 27) bestätigte, auf Grund von Erfahrungen, die er mit der experimentellen Methode Guddens gewonnen hatte, diese Resultate. Von Monakow (14, 28), welcher auch eine Reihe von Untersuchungen mit der experimentellen Methode anstellte, leugnet im Gegentheil jede Antheilnahme an dem Corpus trapezoides und lässt diese Wege in den Striae acusticae verlaufen, welche sich in der Raphe kreuzen und vermittelst der oberen Olive und der unteren Schleife zu dem Tuberculum quadrigeminum inferius der entgegengesetzten Seite und von hier direkt auch mit der Hirnrinde des Schläfenlappens in Beziehung treten sollen.

Die Frage liegt auch heute noch ganz anders, wie dies die jüngst erschienenen Arbeiten von Held (26), Bechterew (29) und Kirilzew (30) beweisen.

Was die von mir zum Studium des Ursprungs des Acusticus angewandten Methoden betrifft, so gestatten sie mir nicht, auf die Frage der Endverhältnisse des Verlaufs der centralen Gehörswege und der Striae acusticae einzugehen, überhaupt kann ich nicht unterlassen, hervorzuheben, dass die entscheidenden Resultate, welche mir die schwarze Reaktion bezüglich des Uebergangs der Fasern des vorderen Kerns in das Corpus trapezoides und bezüglich der verschiedenen Modalitäten, welche diesen Uebergang regeln, geliefert hat, viel Licht auf dieses wichtige Argument werfen; besonders weil sie uns eine leichte Erklärung für die betreffs der Antheilnahme des Corpus trapezoides bestehende Meinungsverschiedenheiten zwischen Baginsky und von Monakow liefern, welche doch mit derselben Methode arbeiteten.

Von Monakow, welcher in seinen Versuchen immer zu centralen Zerstörungen seine Zuflucht nahm, erhielt niemals nach Entfernung eines Schläfelappens (11) oder nach Verletzung der unteren Schleife, eine bemerkenswerthe Veränderung im Corpus trapezoides. Baginsky (27) andrerseits, welcher peripherische

Verletzungen Zerschneidung der hinteren Wurzel des Acusticus oder Zerstörung der Cochlea in Anwendung brachte, fand consecutive Veränderungen auch in diesem Fasersystem.

Den Grund der Verschiedenheit in den Resultaten begreift man, wenn man daran denkt, dass die zum Acusticus gehörigen Fasern, die in das Corpus trapezoides übergehen, aus den Zellen des Nucleus anterior hervorgehen und in intimer Beziehung mit den Fasern der hinteren Wurzel dieser Nerven stehen (weil sie meist nur einer der Zweige der Theilung des Nervenfortsatzes der mehr peripheren Zellen des vorderen Kerns sind); ausserdem achte man auf den Ursprung der Striae acusticae, welcher zum grössten Theil in dem Tuberculum acusticum und nur zum kleinsten Theil in dem Nervennetze stattfindet, welches zu der hinteren Hälfte des vorderen Kerns des VIII. Nervenpaares gehört.

So begreift man, wie mit der Zerstörung der hinteren Wurzel des Acusticus und mit der nachfolgenden Atrophie des ganzen vorderen Kerns gleichzeitig eine mehr oder weniger deutliche Atrophie im Corpus trapezoides eintritt; während bei einer Verletzung der unteren Schleife, da diese mittelst der oberen Olive mit den Striae acusticae der entgegengesetzten Seite in Verbindung steht, die Atrophie sich auf diese und auf das Tuberculum laterale beschränkt und sich nicht auf den vorderen Kern ausdehnt, ausser durch jene kleinste Portion, durch welche er sich an dem Ursprung der Striae acusticae betheiligt.

Von Monakow sah in der That infolge seiner Operationen den Nucleus anterior auf beiden Seiten normal oder höchstens den der entgegengesetzten Seite leicht verkleinert und es ist natürlich, dass, wenn keine Atrophie in diesem eintritt, sie auch im Corpus trapezoides nicht eintreten kann.

Während man von den Schlüssen von Monakows also jenen für exact halten kann, welche jedwede Beziehung zwischen dem Corpus trapezoides und der unteren Schleife in Abrede stellt, kann man den anderen nach meiner Meinung nicht anerkennen, welcher die Beziehung zwischen dem Corpus trapezoides und dem Nucleus anterior des Acusticus leugnet.

Die innere oder vordere Portion der hinteren Wurzel, welche die wirkliche hintere Wurzel des Acusticus (Nervus cochlearis) repräsentirt, liegt in derselben Ebene, wie die vordere Wurzel und besteht aus Fasern, die ihren Ursprung im Nucleus ante-

rior nehmen. Die Nervenfortsätze der Zellen der hinteren Hälfte des genannten Kerns senden Verzweigungen aus und bilden dann ein dichtes Netz, aus welchem Fasern hervorgehen, welche den Kern in seiner ganzen Länge durchlaufen und nach aussen gehen. Speziell die inneren Fasern, jene, welche an die von der vorderen Wurzel eingenommene Portion angrenzen, wenden sich zuerst nach aussen und beschreiben dann von ihrem Ursprungspunkte aus eine Kurve mit der Concavität nach vorn und der Convexität nach hinten und scheinen dorsalwärts den nämlichen Kern zu begrenzen (Taf. III Fig. 3). In diesem ist das Nervennetz am dichtesten; die Fasern können sehr schwer einwärts von demselben verfolgt werden, weil sie bald nach ihrem Durchtritt sich wiederholt theilen um dann bald dem Auge des Beschauers zu entschwinden. Viele Fasern dieses inneren Theils der hinteren Wurzel nehmen, bevor sie aus dem nervösen Centrum austreten, den Nervenforsatz dieser oben speziell beschriebenen Ganglienzellen auf, welche sich in dem vorderen peripheren Theil des vorderen Kerns finden; andere, wie oben gelegentlich erwähnt, entstehen direct aus den nämlichen Ganglienzellen.

Die so entstandenen Fasern bilden ein breites Bündel, welches die dreieckige Strecke des vorderen Kerns in ihrer ganzen Ausdehnung einnimmt und sich direct nach vorn und aussen wendet (Taf. III Fig. 3). Dasselbe ist nicht sehr dick und erscheint besonders in seinem mehr peripheren Theil, wenn es im Begriff ist, den vorderen Kern zu verlassen und nach aussen zu gehen, in viele kleine Bündelchen zertheilt, die durch eine dichte Masse grauer Substanz getrennt sind, in welcher die grossen, den vorderen Theil des vorderen Kerns bildenden Ganglienzellen zerstreut liegen (Taf. IV Fig 2).

Die zu diesem Theil der hinteren Wurzel gehörigen Fasern haben einen etwas dickeren Durchmesser als die Fasern, die der Striae medullares angehören.

Vordere Wurzel des Acusticus — Nervus vestibularis.

Weder die Zellen des Deiters'schen Kerns, noch die des Bechterew'schen Kerns, noch jene des hinteren oder dorsalen Kerns stehen in Connex mit der vorderen Wurzel des Acusticus.

Woher stammen nun die diese Wurzel bildenden Fasern? Bisher gestatteten mir meine Untersuchungen nicht, auf diese Frage zu antworten.

Kölliker (31), welcher jüngst die Resultate seiner mit der Golgi'schen Methode angestellten Untersuchungen über die Struktur der Medulla oblongata auseinandersetzte, sprach die zuerst von His (32) auf Grund von embryonalen Untersuchungen vertretene Meinung aus, dass alle sensiblen Nerven ihren Ursprung nicht in den nervösen Centren haben, sondern in Ganglienzellen, die ausserhalb derselben liegen; nach Kölliker machen auch die sensiblen Hirnnerven keine Ausnahme von dieser allgemeinen Regel und die in den Centren als Ursprungskerne dieser Nerven beschriebenen Kerne würden umgekehrt nach diesem Autor, nicht Ursprungs-, sondern Endkerne derselben sein. Diese Thatsache zugegeben, würden die Fasern der vorderen Wurzel des Acusticus nur collateraler Natur sein, indem sie aus der T-Theilung des Nervenfortsatzes der Zellen des vorderen Kerns hervorgehen: diese Collateralfasern begeben sich nach Kölliker in die Nervencentren, um dort frei zu enden.

Ohne die Angaben des berühmten Histologen bestreiten zu wollen, muss ich doch sagen, dass ich in meinen Präparaten niemals irgend eine dieser freien Endigungen mit Sicherheit habe nachweisen können; dagegen constatirte ich immer, dass die Fasern der vorderen Wurzel, nachdem sie die Kurve um das Ende der aufsteigenden Wurzel des V. beschrieben haben, um zwischen diesem und dem Corpus restiforme in das Innere der Medulla oblongata zu gelangen, hier anfangen, mehr oder weniger zahlreiche Ausläufer auszusenden und sich dann bald in dem dichten, hier vorhandenen Nervennetz verlieren. Einige kann man ungetheilt auch eine kurze Strecke in das Innere der Medulla begleiten, aber auch diese theilen sich wiederholt, so dass es schwer ist, sie zu verfolgen. Exactere Aufschlüsse bezüglich des weiteren Verlaufes der Fasern dieser Wurzel im Innern der Medulla können wir erhalten aus Präparaten, die nach der Weigert-Pal'schen Methode gefärbt sind. Zu diesem Zwecke ist es nothwendig, die Wurzel in ihrer ganzen Ausdehnung an Serienschnitten zu untersuchen.

Baginsky (24) sieht bei dem Kaninchen die vordere Wurzel des Acusticus in der Medulla oblongata sich in drei

Bündel theilen: 1. Ein mehr caudalwärts gelegenes Bündel, das den mittleren Theil des Corpus restiforme erreicht und mit einigen seiner Fasern durchquert. 2. Ein Bündel, welches sich nach der Mittellinie zu wendet, sich dann ein wenig vom Corpus restiforme entfernt und hier ventralwärts zwischen den „Fibrae arcuatae" der „Formatio reticularis" verläuft. 3. Schliesslich ein etwas höher gelegenes Bündel, welches sich zuerst ein wenig nach der Mittellinie zu wendet und dann nach hinten umbiegt, bis sich seine Fasern in dem lateralen Theile des 4. Ventrikels verlieren. Bei neugeborenen Kaninchen, bei welchen Baginsky den ganzen nervösen Endapparat im Labyrinth mit Ausnahme der Schnecke zerstört hatte, sah er den Stamm der radix anterior von einer bemerkenswerthen Atrophie befallen und gleichfalls waren alle 3 obenerwähnten Bündel in verschiedenem Grade atrophisch; am wenigsten atrophisch von allen das erste. Und in Folge dieser Atrophie versichert Baginsky gesehen zu haben, dass sich Fasern des 2. Bündels z. Th. in der „Formatio reticularis" und z. Th. in der Medullarportion der oberen Olive derselben Seite verloren und dass die des 3. Bündels in gewissen Haufen von grauer, aus kleinen Ganglienzellen bestehender Substanz, welche dorsalwärts zum Deiters'schen Kern liegen (Bechterew's Kern?), endigten.

Auch bei der Katze und beim Hunde habe ich mehr oder weniger deutlich diese drei Bündel verfolgen können. Speziell gut charakterisirt scheint mir das 2. und 3. Bündel zu sein, indem dieses in einer etwas höheren Ebene als jenes verläuft (Taf. IV, Fig. 2 b—d).

Die Fasern, welche zu dem 2. Bündel Baginsky's gehören, wenden sich bei der Katze zuerst nach der Mittellinie zu, zerstreuen sich dann, so dass es ein wenig schwer ist, sie sicher durch das in diesem Territorium vorhandene dichte Fasernetz hindurch zu verfolgen; nichts desto weniger kann man einige sehen, welche sich nach vorn wenden und die Richtung nach der vorderen Olive einschlagen, bis zu dem dichten Fibrillennetz, in welchem sie sich verlieren (Taf. IV, Fig. 2 d).

Was das 3. Bündel (b) betrifft, so stimmen meine Resultate nicht mit denen Baginsky's überein; beim Hunde wenden sich die zu diesem 3. Bündel gehörigen Fasern, nachdem sie mit dem Stamm der vorderen Wurzel in die Medulla oblongata ein-

gedrungen sind und sich ein wenig zerstreut haben, nach oben und indem sie die innere Fläche des Corpus restiforme streifen, wenden sie sich nach der an den lateralen Wänden des 4. Ventrikels gelegenen grauen Substanz, auf welche Baginsky hinweist; hier bleiben sie jedoch nicht, sondern sie durchziehen diese nur, begeben sich nach oben und dringen in das Kleinhirn ein. Auf diesem ihrem Verlaufe sind sie begleitet von anderen Fasern, welche einen ganz anderen Ursprung haben und sich betheiligen an dem System, welches ich oben schon erwähnt habe und welches bekannt ist unter dem Namen als „direkte sensorische Kleinhirnbahn" (Edinger). Wir haben hier in der That den direkten Weg der Fasern des Stammes der vorderen Wurzel des Acusticus im Kleinhirn.

Wie endigen diese Fasern im Kleinhirn? Edinger (13) selbst hat dies nicht sehr klar auseinander gesetzt; er sagt, dass die von den grosskalibrigen Fasern gebildeten Wege zum Kleinhirn in das Gebiet des Embolus, Floceulus und Dachkerns gehen, indem sie immer innerhalb des Corpus dentatum cerebelli bleiben und dann in die Tiefe gehen bis dicht an die vordere Kreuzungs-Commissur des Wurms (Stilling); ob sie an deren Bildung betheiligt sind, kann der Autor mit Bestimmtheit nicht sagen.

Bechterew (18—33) ist in diesem Punkte etwas bestimmter; er acceptirt nicht die Bezeichnung Edinger's „direkte sensorische Kleinhirnbahn", weil er mit diesem Autor nicht zugesteht, dass sie direkte Bahnen vom Kleinhirn zu den sensiblen Hirnnerven darstellen, aber er beschreibt in der inneren Portion des Kleinhirnschenkels — zwei wohl von einander getrennte Bündel, welche zu verschiedenen Zeiten markhaltig werden und sich zum Kleinhirn begeben und schliesslich nur Theile der sensitiven direkten Kleinhirnbahn Edinger's sind. Eines dieser Bündel wird markhaltig beim Menschen, zu einer Zeit, wo das Embryo schon eine Länge von 38 cm. erreicht hat. Es entspringt nach Bechterew in dem Kern, der von diesem Autor dorsalwärts vom Deiters'schen Kern (sogenannter Bechterew'scher Kern beschrieben wird und von dem wir schon gesehen haben, wie sich die ihn begleitenden Zellen verhalten. Von hier dringt es in die innere Portion des Kleinhirnschenkels in der Nähe der äusseren Wand des 4. Ventrikels ein und verliert sich nach seinem Eintritt in das Kleinhirn zwischen dem Nucleus

Globulus und dem Embolus der nämlichen Seite. Nur einige isolirte Bündelchen treten in den Dachkern ein; die Fasern dieses Bündels gehen nicht in die entgegengesetzte Seite über.

Das zweite Bündel wird lange Zeit vorher markhaltig, d. h. zu einer Zeit, wo der Embryo eine Länge von 28—30 cm. hat, verläuft dann nach aussen von dem vorhergehenden zwischen dem Corpus restiforme und dem Bechterew'schen Kern und dringt in den Dachkern, wo seine Fasern zum kleineren Theil endigen, ein, während ein grösserer Theil von ihnen nach oben geht und auf der Medianlinie die unter dem Namen: „grosse vordere Kreuzungs-Commissur des Wurms-Stilling" beschriebene Kreuzung bildet.

In meinen Präparaten habe ich auch bei der Katze und vielleicht besser noch beim Hunde den Verlauf der Edinger'schen sensorischen direkten Kleinhirnbahnen im Kleinhirn verfolgen können; diese gehen schräg durch die innere Portion des Pedunculus cerebelli inferior und wenden sich zum Kleinhirn, indem sie an den Seitenwänden des 4. Ventrikels vorbeigehen, von dem sie jedoch noch durch eine Faserschicht getrennt bleiben, welche bei queren Schnitten durch die Medulla oblongata schräg geschnitten erscheint; von hier begeben sie sich zu der grauen Masse, die den Nucleus dentatus, den Embolus, den Nucleus globulus und den Dachkern bildet. Während dieses Verlaufes bildet das Fasersystem kein compaktes Bündel, sondern theilt sich in so und so viele kleine Bündelchen, und einmal in der Nähe der erwähnten grauen Masse angelangt, verbreitert es sich wie ein Fächer; einige isolirte, mehr nach aussen gelegene Bündelchen gehen in den Nucleus dentatus, andre wohl charakterisirte dagegen, welche mehr nach innen liegen, in den Dachkern über; jene centralen, den grössten Theil des Systems bildenden, gehen tiefer in das Kleinhirn hinein, indem sie zwischen dem Dachkern und dem Embolus hindurchtreten; aber hier gelingt es schwer, sie mit Sicherheit in das Innere der Marksubstanz des Kleinhirns zu verfolgen. Es ist nicht unmöglich, dass ein Theil dieser Fasern im Embolus endigt.

Diese oben beschriebene Anordnung findet man an distalen Schnitten des verlängerten Marks; je weiter man mit den Schnitten nach oben kommt, um so mehr sieht man, dass die lateralen Bündelchen, welche in den Nucleus dentatus übergehen, immer spärlicher werden, bis sie ganz aufhören; umgekehrt werden jene

inneren Bündel immer häufiger, welche in den Dachkern übergehen: gleichzeitig entdeckt man in mehr proximalen, d. h. höher gelegenen Schnitten mit grösserer Klarheit, dass ein Theil der Fasern der centralen Portion der sensorischen Wege sich im Embolus verliert. — Wenn man mit den Schnitten im Niveau des Uebergangs der Fasern der vorderen Wurzel des Acusticus in die sensitiven Wege angelangt ist, dann sind die Bündelchen derselben, welche in den Nucleus dentatus übergehen, verschwunden und man sieht nur noch viele, die sich im Embolus und Dachkern verzweigen. Auch ist es schwierig, mit Sicherheit festzustellen, ob diese Bahnen an der Bildung der „vorderen Kreuzungscommissur" Theil nehmen oder nicht; kommt aber jemals eine Kreuzung in der Linea mediana vor, so findet sie in dem oberen Theil der genannten Commissur statt.

Diese meine Resultate, welche mit denen Edingers hinsichtlich des direkten Uebergangs der Fasern der vorderen Wurzel des Acusticus in das Kleinhirn übereinstimmen, sprechen gegen die Ansichten Bechterew's (18—33) und Obersteiner's, welche meinen, dass diese Fasern von Zellen aus dem Bechterew'schen und Deiters'schen Kerne unterbrochen werden. Gegen diese Ansicht sprechen, ausser der Thatsache, welche sich aus der schwarzen Reaction ergiebt, ausser Thatsache der fehlenden Betheiligung der beiden Kerne an dem Ursprung des Acusticus, noch die Resultate der Forschungen Bumm's (10), welcher nach Verletzung des Vermis cerebelli superior und inferior bei einem Kaninchen, eine nachfolgende Atrophie in der vorderen Wurzel des Acusticus, sowohl rechts als links, konstatirte, während der Deiters'sche Kern beiderseits völlig unversehrt war. Andrerseits gestatten die Kenntnisse, welche wir in letzter Zeit Dank der Golgi'schen Methode bezüglich der Art der Verbindung der Zellen und Nervenfasern unter einander erworben haben, nicht zu verstehen, wie die Deiters'schen Zellen, welche mit ihrem Nervenfortsatze den Fasern der vorderen Wurzel den Ursprung geben sollten, gleichzeitig anderen Fasern zum Ursprung dienen sollen, welche ins Kleinhirn gelangen, wie dies Obersteiner in Figur 150 seiner Abhandlung (l. c. S. 382) gezeichnet hat.

Eine andere sehr interessante Thatsache, welche durch Golgi's schwarze Färbung bezüglich der vorderen Wurzel des Acusticus klar geworden ist, ist der Uebergang einer bestimmten,

in Wirklichkeit nicht sehr grossen Anzahl von Nervenfasern von dem Corpus restiforme auf den Stamm der genannten Wurzel. Edinger (13) giebt die Thatsache dieses Uebergangs zu, aber er beschreibt nicht die genaue Art und Weise, wie er vor sich geht. Bechterew (18) stellt ihn entschieden in Abrede und von Monakow (4) sagt, dass seine Erfahrungen ihm darüber keine entscheidende Antwort gegeben haben. Ich habe konstatiren können, dass in dem Stamm der vorderen Wurzel an dem Punkte, an welchem dieselbe ihre Kurve beschreibt, um nach aussen zu gelangen, mehrere Fasern übergehen, welche hauptsächlich aus der inneren Fläche und aus dem vorderen Ende des Corpus restiforme hervorgehen. Diese Thatsache erklärt die leichtere Atrophie des Corpus restiforme, die von Baginsky bei der Katze und den Kaninchen im Anschluss an die Durchschneidung der vorderen Wurzel des Acusticus oder vielmehr im Anschluss an die Zerstörung des gesammten nervösen Endapparates im Labyrinth, mit Ausnahme der Schnecke, beobachtet worden ist.

Schlussfolgerungen.

1. Der Deiters'sche Kern, der hintere oder dorsale Kern und der Bechterew'sche Kern sind nicht Ursprungskerne für die Fasern des Nervus acusticus. Die Zellen dieser 3 Kerne gehören zu dem ersten Typus. Aus ihnen gehen Fasern hervor, welche wahrscheinlich an der Formatio reticularis Theil nehmen.

2. Der vordere oder ventrale Kern ist der wirkliche Ursprungskern für die Fasern der hinteren Wurzel des Acusticus (Nervus cochlearis), und das Tuberculum acusticum ist der Ursprungskern für den grössten Theil der Fasern, welche die Striae acusticae bilden.

3. Der vordere Kern besteht in seinem mehr centralen Theil aus Elementen, welche die Charaktere centraler Nervenzellen tragen, und in seinem mehr peripheren Theil aus eingekapselten Elementen, die an die peripheren Nervenzellen erinnern. Der Nervenfortsatz der ersteren verhält sich, wie bei den Zellen des 2. Typus und bildet ein Netzwerk, aus dem die Fasern des inneren und vorderen Theils der hinteren Wurzel des Acusticus entstehen; die anderen senden ihren Nervenfortsatz aus, um sich

rechtwinklig in die Fasern der vorderen und hinteren Wurzel des Acusticus einzupflanzen.

4. Im Corpus trapezoides verlaufen aus dem Nucleus anterior stammende Fasern, welche gleichbedeutend sind mit einem der Zweige der T-förmigen Theilung des Nervenfortsatzes der mehr peripheren zum vorderen Kern selbst gehörigen Zellen.

5) Bei der hinteren Wurzel des Acusticus, entsteht die innere Portion (Nervus cochlearis) aus dem nervösen Netzwerk des vorderen Kerns; die äussere Portion (Striae acusticae) nimmt ihren Ursprung zum grössten Theil aus Nervenzellen des Tuberculum laterale und auch zum kleineren Theil aus mehr central gelegenen Zellen des vorderen Kerns.

6. Zwischen der vorderen Wurzel des Acusticus und dem Kleinhirn besteht eine Verbindung durch Vermittlung von Fasern, welche von der vorderen Wurzel aus den inneren Theil des Kleinhirnschenkels durchlaufen, dann an den Seitenwänden des 4. Ventrikels vorbeilaufen und sich schliesslich in den Embolus und den Dachkern einsenken.

7. In der vorderen Wurzel des Acusticus verlaufen Fasern, die aus dem Corpus restiforme stammen.

8. Der mehr periphere Theil des vorderen Kerns muss als ein wirkliches peripherisches Ganglion betrachtet werden, welches, analog den Spinalganglien, zu der vorderen Wurzel und zu dem inneren Theil der hinteren Wurzel des Nervus acusticus gehört.

Ausser diesen Schlüssen, die sich speziell auf den Ursprung des Nervus acusticus beziehen, scheinen mir, wie oben schon auseinandergesetzt, sich noch die folgenden beiden Schlüsse ziehen zu lassen, die von allgemeinerem Interesse bezüglich der Histologie des Nervensystems sind.

9. In den nervösen Centren giebt es Elemente, welche sicherlich in direkter Beziehung zu einander vermittelst ihrer Nervenfortsätze stehen.

10. Eine Nervenfaser, kann während ihres Verlaufs im Centrum, dazu dienen, um zwei oder mehr Nervenzellen in Verbindung zu setzen, und zwar vermittelst der functionellen Fortsätze der Zellen, welche sich an sie anschliessen.

Literatur.

1. B. Onufrowicz, Experimenteller Beitrag zur Kenntniss des Ursprungs des Nervus acusticus des Kaninchens. (Arch. f. Psych. Bd. XVI, Heft III, 1885.)
2. Otto Deiters, Unters. ü. Gehirn u. Rückenmark des Menschen u. d. Säugethiere (herausg. u. beantwortet von Max Schultze), Braunschweig, 1865, S. 85.
3. Laura, Nuove ricerche sull' origine reale dei Nervi cerebrali. (Memorie della R. Accad. delle Scienze di Torino, Serie III, Vol. XXXII, 1879.)
4. Von Monakow, Experim. Beiträge z. Kenntniss des Corpus restiforme, des äusseren Acusticuskern u. deren Beziehungen z. Rückenmark. (Arch. f. Psych. Bd. XIV, Heft 1.)
5. Forel, Vorläufige Mitth. üb. den Ursprung des Nervus acusticus. (Neurol. Centralbl. Bd. 4, 1885, No. 5, S. 101.) — Sur l'origine du nerf acoustique. (Archiv. des Sciences phys. et nat. 3ª period. Tom. XIV, 1885.)
6. Forel und Onufrowicz, Weitere Mitth. üb. den Ursprung des Nervus acusticus. (Neurol. Centralbl. 1885, No. 9, S. 193.)
7. Baginsky, Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des Nervus acusticus bei Kaninchen. (Virchow's Arch. Bd. 105, 1886. S. 28.) — Ueber den Ursprung u. den centralen Verlauf des Nervus acusticus des Kaninchens u. d. Katze. (Sitzungsb. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, Juni 1889.)
8. Mingazzini, Intorno al decorso delle fibre appartenenti al pedunculus medius cerebelli ed al corpus restiforme. (Arch. p. le Scienze med. Vol. XIV, p. 2.)
9. Freund, Ueber den Ursprung des Nervus acusticus. (Monatssch. f. Ohrenheilk. 1886, No. 8 und 9.) — (Ref. in Neurol. Centralblatt, Bd. VI, 1887, No. 9, S. 201.)
10. Bumm, Experimenteller Beitrag zur Kenntniss des Hörnervenursprungs beim Kaninchen. (Zeitsch. f. Psych. Bd. 45.)
11. Obersteiner, Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane im gesunden und kranken Zustande. Zweite Auflage. Wien 1892, S. 386.
12. Bechterew, Zur Frage über den Ursprung des Hörnerven und üb. d. physiologische Bedeutung des Nervus vestibularis. (Neurol. Centralbl. 1887, No. 9, S. 193.)
13. Edinger, Ueber Ursprungsverhältnisse des Acusticus und die direkte sensorische Kleinhirnbahn. (XI. Versamml. südwestdeutsch. Neurologen und Irrenärzte zu Baden-Baden, 22—23. Mai 1886. — Ref. Neurol. Centralbl. 1886, S. 286.) — Zwölf Vorlesungen üb. den Bau der nervösen Centralorgane, Leipzig 1889.

14. Von Monakow, Ueber den Ursprung und den centralen Verlauf des Acusticus. (Gesellschaft d. Aerzte des Cantons Zürich, Sitzung 16. Nov. 1886. — Correspondenzbl. f. schw. Aerzte, Jahrg. XVII, 1887, 1. März, S. 145.)

15. Vincenzi, Note istologiche sulla origine reale di alcuni Nervi cerebrali. (Arch. p. le Scienze med. Vol. VII, 1884, S. 339.)

16. Flechsig, Weitere Mitth. üb. die Beziehungen des unteren Vierhügels zum Hörnerven. (Neurol. Centralbl. Bd. IX, No. 4, S. 98.)

17. P. Vejas, Experimentelle Beiträge der Kenntniss der Verbindungsbahnen des Kleinhirns u. d. Verlaufs d. Funiculus gracilis u. cuneatus. (Arch. f. Psych. Bd. XVI, Heft I.)

18. Bechterew, Ueber die innere Abtheilung des Stickkörpers und den achten Hirnnerven. (Neurol. Centralblatt 1886, No. 7, S. 145.) — Ueber die Bestandtheile des Corpus restiforme. (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1886, S. 403.)

19. Golgi, Sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso, Milano 1886. — La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso, Rend. R. Istituto Lombardo Adun. 2 e 10 Apr. 1891.

20. Forel, Einige hirnanatomische Betrachtungen u. Ergebnisse. (Arch. f. Phys. Bd. XVIII, No. 1.) — Ueber die Verhältnisse der experimentellen Atrophie und Degenerationsmethode zur Anatomie u. Histologie des Centralnervensystems. (Festschrift zur Feier des 50jährigen Doktor-Jubiläum d. K. W. von Nägeli und A. von Kölliker.)

21. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervenelemente. (Verhandl. des X. internat. medicin. Congresses Berlin — Bd. II, S. 93.)

22. Ramón y Cajal, Cf. die verschiedenen Arbeiten dieser Forscher über das Nervensystem nach der Golgi'schen Methode, und besonders: Significatión fisiológica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las céllulas de la substancia gris. (Rev. de Scienc. méd. de Barcelona. 22. u. 23. 1891.)

23. Von Kölliker, Eröffnungsrede bei der 5. Versammlung der anatomischen Gesellschaft. (Verhandl. d. anat. Gesellschaft auf der 5. Versamml. 1891, S. 2—22.)

24. Van Gehuchten, La structure des centres nerveux. — La moelle épinière et le Cervelet. (La Cellule T. VII, 1. fasc.) — Les decouvertes récentes dans l'anatomie et l'histologie du systeme nerveux central. (Annales de la Société belge de microscopie. Torne XV, 1891.) — Le bulbe olfactif chez quelques mammifères. (La Cellule, Tom. VII, 2. fasc.)

25. Flechsig, Zur Lehre vom centralen Verlauf der Sinnesnerven. (Neurologisches Centralbl. Bd. V, No. 23.)

26. Held, Die centralen Bahnen des Nervus acusticus bei der Katze. (Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abth., 1891, S. 273.)

27. Baginsky, Zur Kenntniss des Verlaufs der hinteren Wurzel des

Acusticus und des Verhaltens der Striae medullares. (Berliner Gesellsch. f. Psych. u. Nervenk. Sitzung vom 11. Nov. 1889.)

28. Von Monakow, Striae acusticae und untere Schleife. (Archiv f. Psych. Bd. XXII, Heft 1, 1891.)
29. Von Bechterew, Zur Frage über die Striae medullares des verlängerten Markes. (Neurol. Centralbl. Bd. II, No. 10, 1892.)
30. Kiritzew, Zur Lehre vom Ursprung und centralen Verlauf des Gehörnerven. Vorläufige Mittheilung. (Neurol. Centralbl. Bd. II, No. 21, 1892.)
31. Kölliker, Der feinere Bau des verlängerten Markes. (Anatomisch. Anz. Bd. VI, 1891, S. 427.)
32. His, Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. (Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Königl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft. Bd. XIV, 1888.)
33. Bechterew, Ueber die Bestandtheile des vorderen Kleinhirnstiels. (Wzessnik psichiatrii i nervopatologii, 1886. Ref. in neurol. Centralblatt, 1887, No. 6, S. 127.)

Erläuterung der Abbildungen auf Tafel III und IV.

Allgemeine Angaben für alle Figuren:

n. D. = Deiters'scher Kern.
n. B. = Bechterew'scher Kern.
n. a. = vorderer Kern des Acusticus.
n p. = hinterer Kern des Acusticus.
r. a. a. = vordere Wurzel des Acusticus (Nervus vestibularis).
r. p. a. = hintere Wurzel des Acusticus (Nervus cochlearis).
r. t. l. = Rest des Tuberculum laterale.
1^0 s. t. l. = Peripheres Stratum des Tuberculum laterale.
2^0 s. t. l. = Mittleres „ „ „ „
3^0 s. t. l. = Tiefes „ „ „ „
S. A. = Striae acusticae seu medullares.
C. T. = Corpus trapezoides.
C. R. = Corpus restiforme.
R. A. T = Radix ascendens des Trigeminus.
O. S. = Obere Olive.
T. L. = Tuberculum laterale, sive Acusticum.

Tafel III.

Fig. 1. Schnitt durch die Medulla oblongata einer neugeborenen Katze im Niveau des unteren Drittels des Tuberculum laterale, gefärbt nach Golgi's Methode (Osmiumbichromat-Mischung und Silbernitrat).

Fig. 2. Schnitt durch die Medulla oblongata einer Katze im Niveau des Austritts der vorderen Wurzel des Acusticus (Färbung nach Golgi).

Fig. 3. Vorderer Kern des Acusticus bei starker Vergrösserung.

Fig. 4 u. 5. Zellen des Bechterew'schen Kerns.

Fig. 6 u. 7. Zellen des hinteren Kerns.

Fig. 8 u. 9. Zellen des zweiten Stratums des Tuberculum laterale.

Fig. 10. Zellen des Deiters'schen Kerns.

Tafel IV.

Fig. 1. Schnitt durch die Medulla oblongata der erwachsen Katze im Niveau des unteren Drittels des Tuberculum laterale (Färbung nach Weigert-Pal).

Fig. 2. Schnitt durch die Medulla oblongata der erwachsenen Katze im Niveau des Austritts der vorderen Wurzel des Acusticus (Dieselbe Färbung).

Fig. 3—5. Zellen des tiefen Stratums des Tuberculum laterale; der Nervenfortsatz der in Figur 3 dargestellten Zelle wendet sich nach vorn und nachdem er zahlreiche Ausläufer ausgeschickt hat, setzt er sich direkt in den Stamm der hinteren Wurzel des Acusticus fort.

Fig. 4, 6, 7, 8. Zellen in der vorderen peripheren Portion des Nucleus anterior des Acusticus.

Fig. 10. Zelle der hinteren Partie des vorderen Kerns des Acusticus.

Fig. 9—11. Zellen des Deiters'schen Kerns.

NB. Alle Abbildungen sind mit dem Zeichenprisma von Zeiss gezeichnet. Die Abbildungen 1 und 2 (Tafel III und Tafel IV) mit Objectiv 2, Oc. 3 Hartnack. Die Abbildung 3 (Tafel III) Objectiv 4, Oc. 3 Koristka; die Abbildungen 4, 6, 7 (Tafel IV) Objectiv 8*, Oc. 3 Koristka. Alle anderen Abbildungen, Objectiv 6*, Oc. 3 Koristka.

(Aus dem physiologischen Institut zu Breslau.)

Beiträge zur Histologie der Wirbelthierleber.

Erste Abhandlung:
Ueber den Bau der Gallencapillaren.

Von

Dr. **Rudolf Krause,**
Assistent am Institut.

Hierzu Tafel V und VI.

Mehr als ein Vierteljahrhundert ist vergangen seit dem Erscheinen der epochemachenden Untersuchungen von Ewald Hering und von C. J. Eberth über den Bau der Wirbelthierleber, welche auf das Evidenteste zeigten, dass die Leber ein nach dem Typus der tubulösen Drüsen gebautes Organ ist. Trotzdem sich in diesem Zeitraum eine grosse Anzahl von Forschern eingehend mit der Leberhistologie beschäftigt hat, wovon eine stattliche Reihe von Publikationen Zeugniss ablegt, so gehen doch auch heute noch in einer ganzen Reihe einschlägiger Fragen die Ansichten der verschiedenen Autoren nicht unerheblich auseinander.

Einer der am lebhaftesten umstrittenen Punkte ist wohl die Frage nach dem Vorhandensein einer der Gallencapillare eigenthümlichen Membran, eine Frage, welche sowohl für den Histologen, als auch für den Physiologen von gleich hohem Interesse erscheint. Auf's engste mit ihr verknüpft ist die zweite, rein morphologische Frage nach der Art des Uebergangs der feinsten interlobulären Gallengänge in die Gallencapillaren.

Seit längerer Zeit ausschliesslich mit Untersuchungen über die feinere Struktur der Leber beschäftigt, möchte ich in dieser ersten Abhandlung den beiden erwähnten Fragen näher treten. Dass ich dabei den Weg der vergleichend anatomischen Methode einschlage, bedarf wohl keiner Rechtfertigung, sind wir doch erst durch das Studium der Leber der niederen Wirbelthiere zu

einem richtigen Verständniss von dem Baue der Säugethierleber gelangt.

Bevor ich zur Mittheilung der Resultate meiner eigenen Untersuchungen schreite, erscheint es mir zweckmässig, in kurzen Zügen zu berichten, welchen Standpunkt die einzelnen Autoren in Bezug auf die uns hier interessirenden Fragen eingenommen haben.

Nach Hering (2, 3, 7) stellen bekanntlich die Gallencapillaren der Säugethierleber feine, drehrunde Kanälchen dar, welche zwischen den Flächen benachbarter Leberzellen verlaufen. Er lässt sie so zu Stande kommen, dass die Zellscheidewand an einer Stelle auseinanderweicht, sich gleichsam in zwei Blätter spaltet, die sich alsbald wieder vereinigen. Eine eigne Wand spricht er der Gallencapillare vollständig ab und sieht auch darin keinen Gegenbeweis, dass es gelingt, injicirte Gallencapillaren sammt ihrer Hülle zu isoliren. Der Uebergang der feinsten Gallengänge in die Gallencapillaren erfolgt seinen Beobachtungen gemäss so, dass an Stelle der hier stark abgeplatteten Gangzellen die Leberzellen treten. Zwischen beiden Zellarten finden sich Uebergangsformen, so dass es oft ganz ein Act der Willkür ist, eine bestimmte Zelle schon als Leberzelle oder noch als Gangzelle zu bezeichnen.

So berechtigtes Aufsehen die treffliche Arbeit von Hering auch erregte, so haben sich doch nur verhältnissmässig wenige Forscher seinen hier mitgetheilten Anschauungen unbedingt angeschlossen. Nach zwei Richtungen und von zwei verschiedenen Untersuchern wurde denselben demnächst widersprochen.

Einmal wies Eberth (4, 5) durch Höllensteininjection in die Gallenwege eine sich bräunende Membran der Gallencapillaren nach, welche er sich durch cuticulare Ausscheidung von den Leberzellen aus entstanden dachte und als Fortsetzung des gestreiften Cuticularsaums der Gangzellen ansprach.

Dem zweiten Theil der Hering'schen Beobachtung erwuchs ein Gegner in Asp. In einer aus dem Ludwig'schen Laboratorium hervorgegangenen Arbeit (8) versuchte er zu beweisen, dass die Gallencapillaren dadurch entstehen, dass die feinsten Gallengänge beim Eindringen in die Leberläppchen ihr Cylinderepithel nach und nach verlieren; es bleibt ihnen dann noch eine, sie auch schon früher nach aussen hin begrenzende Schicht

platter, spindelförmiger Zellen, welche sich bis zwischen die Leberzellen verfolgen lässt. Ob die Gallencapillaren eine selbstständige Membran haben oder nicht, wagt er nicht zu entscheiden.

Die Existenz einer structurlosen Membran der Gallencapillaren ist dann von verschiedenen Autoren behauptet worden. So gelang es Peszke (11) die Gallencapillaren verschiedener Thiere zu isoliren, welche nach dem Vorgang von Chrzonszczewski's (1) mit indigschwefelsaurem Natron gefüllt waren. Fleischl (9) isolirte Gallencapillaren aus einer mit Osmiumsäure behandelten Leber. Heidenhain (13) tritt in seinem bekannten Drüsenwerk ebenfalls für das Vorhandensein einer selbstständigen Membran der Gallencapillaren ein; in Bezug auf den Uebergangsmodus neigt er der Asp'schen Darstellung zu. Von neueren Untersuchern nimmt Popoff (12) denselben Standpunkt ein, während Shore und Jones nichts von einer selbstständigen Capillarmembran erkennen konnten. Zu demselben Resultate gelangten auch v. Frey und Harley (16) in einer vor Kurzem erschienenen Publikation.

Ganz vereinzelt steht Legros (10) da mit seiner Anschauung, dass sich die Wand der Gallencapillaren aus Endothelzellen zusammensetze, ähnlich wie die Wandung der Blutcapillaren.

Ein solches Differiren in den Untersuchungsergebnissen so vieler und zum Theil recht bewährter Forscher muss unsere Aufmerksamkeit vor allem auf eine Betrachtung der von jenen angewandten Untersuchungsmethoden lenken. Meistens bediente man sich seither zum Studium der Gallenwege einer Injektionsmethode, und zwar entweder der künstlichen Injektion bestimmter Massen vom Ductus choledochus oder der Gallenblase aus oder man füllte die Gallencapillaren mit indigschwefelsaurem Natron auf physiologischem Wege, indem man dem Versuchsthiere jenen Farbstoff intra vitam in die Blutbahn einführte.

Wenn es nun einigen Untersuchern gelungen ist, Gallencapillaren mitsammt ihrem Inhalt zu isoliren, und es gelingt das bei einzelnen Thieren, wie ich mich des öfteren überzeugt habe, sehr leicht, so scheint ja hierin ein schwerwiegender Beweis für die Existenz einer die Gallencapillare begrenzenden Membran zu liegen; andrerseits ist jedoch zu bedenken, dass es sich einmal hier um grob mechanische Manipulationen handelt, und dass ausserdem zum Zwecke der Fixation des Farbstoffs chemische Agentien, wie 10%ige Chlorkaliumlösung verwendet wurden, welche wir doch

auch grade nicht zu den für thierische Gewebe indifferenten Flüssigkeiten rechnen können.

Von anderen Verfahren muss noch erwähnt werden die künstlich hervorgerufene Gallenstauung, sei es durch Unterbindung des Ductus choledochus, sei es mit Hülfe chemischer, icterische Zustände erzeugender Agentien. In neuster Zeit ist dazu noch gekommen die ja jetzt zum Studium aller möglichen Organe verwendete Imprägnation mit chromsaurem Silber, nach der Methode von Golgi und Ramón y Cajal. Den Resultaten dieses besonders von Retzius und seinen Schülern in die Drüsenhistologie eingeführten Verfahrens möchte ich vorläufig noch kein allzu grosses Gewicht beimessen, da sich einmal die Silberniederschläge auf allen möglichen Organbestandtheilen bilden und sie andererseits sehr oft gar nicht zu Stande kommen oder ganz regellos das Organ durchsetzen und so sehr leicht zu Trugbildern führen. Speciell bei den Gallencapillaren sind wir noch völlig im Unklaren, ob sich der Silberniederschlag auf der Capillarwand selbst bildet oder den Capillarinhalt durchsetzt, das letztere will mir sogar das Wahrscheinlichere dünken.

Damit wäre aber auch die Aufzählung der hauptsächlichsten, für das Studium der Gallenwege in Anwendung gebrachten Methoden erschöpft und es muss uns sofort eine klaffende Lücke auffallen, nämlich der gänzliche Mangel einer guten Färbungsmethode, mittels deren es gelingt, sicher die Gallencapillaren resp. die sie umgebende Membran zur Anschauung zu bringen.

Wie die folgenden Ausführungen zeigen werden, sind wir jedoch in dem Besitz zweier Methoden, welche den aufgestellten Bedingungen, wie ich glaube, vollauf genügen und welche gleichzeitig die histologischen Details der meisten übrigen Drüsenbestandtheile aufs schönste hervortreten lassen.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf Vertreter sämmtlicher Wirbelthierklassen: genauer untersucht wurde die Leber folgender Thiere: Karpfen, Hecht, Frosch, Triton, Salamander, Axolotl, Lacerta stirpium und viridis, Testudo graeca, Ringelnatter; Taube, Krähe, Gans; Fledermaus, Maus, Meerschweinchen, Kaninchen, Schwein, Hund und Katze. Für diese erste Abhandlung möchte ich die Beschreibung der Gallencapillaren aus der Leber von Salamandra, Axolotl, Schildkröte, Eidechse, Kaninchen und

Hund wählen. Bei ihnen waren die hier zu erörternden Verhältnisse am klarsten und deutlichsten ausgeprägt.

Untersuchungsmethode.

Das zu untersuchende Material wurde in den verschiedensten Flüssigkeiten fixirt, doch leistete mir die weitaus besten Dienste das Sublimat in der von Heidenhain empfohlenen Form, kalt gesättigt in 0,6%iger Kochsalzlösung. Für manche Objekte, vor Allem für die Untersuchung der Kaltblüterleber, empfiehlt sich ein Zusatz von 0,5—1% Essigsäure. Auch mit einer 3%igen Salpetersäure erhielt ich recht brauchbare Resultate. Die Präparate verweilen in der Fixationsflüssigkeit 12—24 Stunden und werden dann mindestens ebenso lange in fliessendem Wasser ausgewaschen, wodurch das Sublimat meist vollständig wieder aus den Geweben entfernt wird. Ich habe allerdings in einzelnen Fällen hier und da Sublimatniederschläge beobachtet, doch störte dieses immerhin recht seltne Vorkommniss die Untersuchung selbst mittels der stärksten Immersionen fast gar nicht. Will man es dennoch vermeiden, so setze man dem zur Entwässerung dienenden Alkohol einige Tropfen der officinellen Jodtinctur zu.

Ferner möchte ich bemerken, dass ich an Stelle des Xylols das früher ja vielfach benutzte Bergamottöl verwende. Die Präparate gelangen für je 12—24 Stunden in eine Mischung von gleichen Theilen Alkohol absolut und Bergamottöl, dann in reines Bergamottöl und schliesslich in mit Paraffin gesättigtes Bergamottöl bei Brutofentemperatur, worauf sie in das flüssige Paraffin von 54° Schmelzpunkt übertragen werden. Die nach diesem Verfahren behandelten Präparate zeigen eine viel bessere Schnittkonsistenz, sie werden weniger hart und brüchig, als wenn man an Stelle des Bergamottöls das, allerdings wesentlich billigere Xylol verwendet.

Das Aufkleben der Schnitte geschah mit dünnem Alkohol, 40—45%, man kann statt dessen, wie M. Heidenhain (18) empfiehlt, auch destillirtes Wasser verwenden; einen besonderen Vortheil konnte ich jedoch in dieser Modification nicht erblicken. Die mit den Schnitten montirten Objektträger sind nach 4—6-stündigem Verweilen in dem Brutschrank, bei 35—38°, zur Nachbehandlung fertig. Bei dieser Methode breiten sich dünne, faltige

Schnitte auf das Beste aus; da man ausserdem keinen Unterguss hat, welcher sich eventuell mitfärben könnte, so ist diese zuerst von Gaule empfohlene Methode wohl als die beste der zur Zeit existirenden zu bezeichnen. Es ist eigenthümlich und mir unerklärlich, dass Jedem, der mit diesem Verfahren zu arbeiten versucht, im Anfang der eine oder andere Schnitt fortschwimmt, während das bei einiger Uebung nie mehr passirt. Ich habe ganze Schnittserien verschiedner Embryonen mittels Alkohol aufgeklebt und sie theilweise einer mehrere Tage währenden Nachbehandlung mit wässerigen oder alkoholischen Farblösungen unterzogen, ohne dass mir auch nur ein einziger Schnitt verunglückt wäre.

Ich wende mich nun zu der Besprechung derjenigen beiden Methoden, welche mir zur Färbung der Gallencapillaren die besten Resultate lieferten, es ist dies die Behandlung mit dem Biondi-Ehrlich'schen Dreifarbengemisch und die Hämatoxylinfärbung mit Differenzirung in Eisenalaun.

Die Biondifärbung, ich wähle diesen Ausdruck der Kürze halber, obgleich ich mir bewusst bin, dass die Methode diesen Namen nicht ganz verdient, ist in Bezug auf Schönheit und Zartheit der Differenzirung und ganz besonders in Rücksicht auf die Leichtigkeit der Ausführung und Sicherheit des Gelingens eine der besten, welche die moderne histologische Technik gezeitigt hat. Es ist eigenthümlich, dass diese Methode, welche sich auch gleichzeitig für so viele und verschiedene Gewebe verwenden lässt, eine so geringe Verbreitung fand. Hat sich doch erst in der allerletzten Zeit durch eine Publikation M. Heidenhains (l. c.) die Aufmerksamkeit der Histologen ihr wieder etwas mehr zugewendet. Mir scheint der Hauptgrund darin zu liegen, dass die hier in Frage kommenden Anilinfarben im Handel nur in sehr unreinem Zustand zu haben sind, und dass ein Präparat sich von einem später, wenn auch aus derselben Quelle bezogenen, in seiner chemischen Zusammensetzung ganz wesentlich unterscheidet. Unter solchen Umständen war es natürlich ganz unmöglich, eine allgemein gültige Vorschrift zu geben, und da das Selbstausprobiren nicht Jedermanns Sache ist, so wurde die neue Färbungsmethode nach den ersten misslungenen Versuchen bei Seite gelegt.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, wandte ich mich an die Berliner Actiengesellschaft für Anilinfabrikation um Her-

stellung chemisch reiner, also in ihrer Zusammensetzung constanter Präparate von Rubin S, Orange G und Methylgrün, der drei hier in Frage kommenden Farbstoffe, welche mir auch in dankenswerther Bereitwilligkeit geliefert wurden. Mittels dieser, in allen Fällen von der Fabrik direkt zu beziehenden Farbstoffe habe ich Misserfolge niemals zu verzeichnen gehabt.

Die Technik der Färbung ist die denkbar einfachste. Vorbedingung ist Fixation in Sublimat oder Sublimatgemischen. Wenn sich auch anders fixirte Präparate färben, so tritt die Färbung in ihrer ganzen Schönheit doch nur nach der erwähnten Fixation hervor. Man stelle sich von den drei Farbstoffen concentrirte wässerige Lösungen dar, und zwar so, dass immer noch grössere Farbstoffmengen den Boden des Gefässes bedecken. Es lösen sich in 100 ccm Wasser ungefähr je 20 gr Rubin, 8 gr Orange und 8 gr Methylgrün. Nun mische man vorsichtig abgiessend 4 ccm der ersten Lösung mit 7 ccm der zweiten und gebe 8 ccm der dritten zu. Verfährt man so, dann entsteht kein Niederschlag, welcher sonst fast unvermeidlich ist. Ich gebe hiermit nur diejenige Zusammensetzung der Stammlösung an, welche mir die besten Resultate geliefert hat, ohne damit behaupten zu wollen, dass sich für andere Zwecke eine etwas modificirte Zusammensetzung nicht mehr empfiehlt.

Von dieser Stammlösung nehme man zur Herstellung der definitiven Farblösung 1 ccm auf 50—100 ccm Wasser, je nachdem man eine mehr oder weniger intensive Färbung wünscht. Manchmal erscheint es auch vortheilhaft, die Schnitte vor der Färbung in einer $2^0/_{00}$igen Essigsäure 1—2 Stunden verweilen zu lassen. In der Farblösung bleiben die Schnitte 24 Stunden lang und werden dann in $90^0/_0$igem Alkohol abgespült, um den überschüssigen Farbstoff zu entfernen. Man ziehe so lange aus, bis die ablaufende Flüssigkeit farblos erscheint, welche Procedur wohl kaum den Zeitraum einer Minute überschreiten dürfte. Den zum Entwässern dienenden Alkohol säuert man zweckmässig ganz leicht an, 1—2 Tropfen concentrirte Essigsäure auf 50 ccm Alkohol, wodurch die Färbung bedeutend lebhafter wird. Die Präparate werden dann in gewöhnlicher Weise in Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen.

In Bezug auf die cellularhistologischen Ergebnisse verweise ich auf die mehrfach citirte Arbeit M. Heidenhain's. Zur

Färbung der Gallencapillarwand eignet sich mehr die stärkere Concentration (1 : 50), während die schwächere (1 : 100) zartere und distinctere Färbung der Kernbestandtheile liefert.

Eine zweite zur Darstellung der Gallencapillaren vorzüglich geeignete Methode ist die von M. Heidenhain (18) angegebene Hämatoxylin-Eisenalaunfärbung. Auch hier lieferte wiederum Sublimatfixation die besten Resultate. Die Schnitte gelangen für 2—3 Stunden in eine 0,3%ige wässerige Lösung von Eisenammoniumsulfat und dann nach kurzem Abspülen in Leitungswasser in eine 0,25%ige wässerige Hämatoxylinlösung für 24 Stunden. Die Differenzirung der nun völlig schwarz gewordenen Schnitte erfolgt in der gleichen Alaunlösung, welche ohne gewechselt zu werden, mehrmals benutzt werden kann. Für die Dauer dieser Procedur lassen sich allgemein gültige Regeln nicht aufstellen, jedoch möchte ich rathen, die Schnitte von Säugethierlebern etwas stärker zu entfärben, als die von Kaltblüterlebern. Sie sollen auf alle Fälle im durchfallenden Licht noch mässig stark hellgraublau erscheinen. Mehrmaliges Probiren wird sehr bald für den einzelnen Fall den richtigen Grad der Entfärbung treffen lassen. Dem Entwässern gehe wiederum ein kurzes Abspülen in Leitungswasser voraus.

Auch diese Methode liefert, ebenso wie die vorher beschriebene, eine prächtige Färbung der Gallencapillaren, sie hat vor jener den Vortheil, dass die Gallencapillaren noch mehr ins Auge springen, allerdings öfter auf Kosten des Leberzellenprotoplasmas, welches mehr oder weniger stark entfärbt wird. Einen weiteren, nicht zu unterschätzenden Vortheil bietet die Hämatoxylin-Eisenalaunfärbung dadurch, dass sich die durch sie erzielten Präparate sehr gut photographiren lassen, und ich habe denn auch von dieser trefflichen Eigenschaft ausgedehnten Gebrauch gemacht. Das mikrophotographische Bild hat selbst vor der guten Zeichnung so viele unleugbare Vorzüge, dass es überall, wo es angängig ist, in Anwendung kommen sollte.

Nach dieser, wie ich glaube, hinreichend ausführlichen Besprechung der angewendeten Methoden gehe ich nun zur Mittheilung meiner Resultate über.

Salamandra maculata.

Tafel V, Fig. 1; Tafel VI, Fig. 7 u. 8.

Wie die Leber der meisten Urodelen, so ist auch die der Salamandra von einer sogenannten lymphatischen Zone umgeben, deren Mächtigkeit ganz bedeutenden Schwankungen unterworfen ist. Mir will scheinen, dass neben der Jahreszeit auch der Ernährungszustand des Thieres von Einfluss ist auf die Ausbildung dieser Zone, wenigstens sah ich bei elenden, herabgekommenen Exemplaren den sonst so breiten Zellgürtel auf eine an den meisten Stellen einfache Lage schlecht entwickelter Zellen mit kleinen Kernen zusammenschrumpfen.

Inmitten dieser Zone resp. an ihrer Grenze gegen die Leberzellen hin finden sich immer die gröberen Gallengänge. Die Beobachtung von Eberth (5), dass in dieser corticalen Zone weder Blut- noch Gallengänge liegen, fand ich niemals bestätigt, im Gegentheil, grade hier müssen sie gesucht werden.

Die die gröberen Gallengänge auskleidenden Zellen sind von annähernd kubischer Gestalt und im Verhältnisse zu den Leberzellen als klein zu bezeichnen, da sie meistens kaum den halben Umfang jener erreichen. Ihr Protoplasma ist um den Kern herum meist lichter, als in der Peripherie, es erscheint im Allgemeinen gleichmässig fein granulirt. Die Kerne sind sehr gross, sie zeigen ein schön entwickeltes Chromatingerüst und ähneln in ihrem Aussehen sehr den Kernen der die corticale Zone zusammensetzenden Zellen. Auf ihrer inneren Fläche trägt jede Zelle einen, nicht immer deutlich entwickelten Cuticularsaum, der sie gegen das Lumen des Ganges hin abschliesst. Eine Differenzirung konnte ich an diesem Cuticularsaum niemals erkennen.

Die feineren Gallengänge findet man an der inneren Grenze der lymphatischen Zone oder, und zwar in dickeren Leberstücken, auch innerhalb des Lebergewebes, den grösseren Gefässen dicht angelagert. Ihre Zellen gleichen im Grossen und Ganzen den oben beschriebenen, nur sind sie bedeutend niedriger geworden, oft zwei- bis dreimal so lang, als hoch. Je enger der Gang wird, um so deutlicher ist der die Zellen überziehende Cuticularsaum ausgeprägt. Das Protoplasma ist in dem dem Saum anliegenden Theil der Zelle immer viel dichter, als in dem dem

Lumen des Ganges abgewendeten Theil. Hat der Schnitt das Lumen nicht direkt getroffen, sondern den inneren Theil der Wand des Ganges, so markiren sich die Grenzen der Gangzellen als netzförmige Zeichnung.

Der Uebergang der feinsten Gallengänge in die Gallencapillaren macht sich nun folgendermaassen. An einigen Orten sieht man, dass an die Stelle der relativ niedrigen Gangzellen direkt die sie an Umfang weit übertreffenden Leberzellen treten mit ihrem charakteristischen weitmaschigen, dickfädigen Protoplasmanetz. Von einem Uebergang, wie ihn Asp (8) für die Säugethierleber beschrieben, kann hier nicht im entferntesten die Rede sein. An anderen Stellen ist der Uebergang ein mehr allmählicher. Das Protoplasma in der dem Lumen des Ganges abgewandten Partie der Gangzellen lichtet sich mehr und mehr auf, die Zellen nehmen an Ausdehnung rasch zu, womit auch eine stärkere Entwicklung der weitmaschigen Zone Hand in Hand geht, bis wir die Zellen schliesslich als echte Leberzellen bezeichnen müssen. In solchen Fällen also kann man, wie Hering (2) treffend sagt, oft im Zweifel sein, ob man eine Zelle schon als Leberzelle oder noch als Gangzelle bezeichnen soll.

Die nun entstandene Gallencapillare zeigt in ihrer Weite ganz beträchtliche Schwankungen, oft ist ihr Durchmesser kaum kleiner, häufig sogar grösser, als der des Gallengangs, aus dem sie hervorging. Ihre Contouren sind weit schärfer geworden, als die der feinsten Gallengänge, die Gallencapillare erscheint von ziemlich starken Linien eingefasst, welche die direkte Fortsetzung des früher erwähnten, die Gallengangzellen überziehenden Cuticularsaums sind. Eine doppelte Contour konnte ich niemals beobachten. Die Capillarwand präsentirt sich als ziemlich homogenes Gebilde, ein direkter Zusammenhang mit dem Protoplasma der Leberzellen, d. h. ein Uebergehen von Elementen des letzteren in sie, lässt sich mit absoluter Sicherheit nicht nachweisen, da sich die Capillarwand meist gut gegen den Zellkörper absetzt, doch erscheint jener Zusammenhang mindestens sehr wahrscheinlich. Während das Leberzellenprotoplasma nämlich im allgemeinen einen weitmaschigen Bau aufweist, ist es an den Stellen, an welchen es der Gallencapillarwand direkt anliegt, viel feinmaschiger, ja sehr oft fast homogen, also jedenfalls stark verdichtet. In einzelnen Fällen will es mir sogar scheinen, als ob

sich feinste Fäserchen in die Capillarwand fortsetzten. Für die Demonstration dieser Verhältnisse eignet sich überhaupt die Salamanderleber weniger, als die gleich zu besprechende Axolotlleber.

Die Gallencapillare verläuft, wie bekannt, in der Achse des Leberzellbalkens. Im Einverständniss mit Eberth (4) konnte ich bemerken, wie auch Retzius (17) in seiner jüngst erschienenen Arbeit ausdrücklich hervorgehoben hat, dass die Gallencapillaren zahlreiche, feine Seitenäste abgeben, welche zwischen den Flächen benachbarter Leberzellen verlaufen und hier anscheinend blind endigen. Von diesen Seitenzweigen und auch von dem Hauptstamm selbst aus dringen feine, am Ende meist kolbig anschwellende Aeste in das Innere der Leberzellen selbst ein. Ausführliches über dieselben, wie über die Capillaren im allgemeinen wird eine spätere Abhandlung bringen.

Was den Durchmesser der Gallencapillaren anlangt, so ist derselbe, wie schon erwähnt, sehr variabel. Während die Stammcapillaren nicht selten eine Weite von 0,008—0,01 mm erreichen, steigt der Durchmesser der von ihnen abgehenden Seitenzweige wohl kaum über 0,002 mm.

Siredon pisciformis.

Tafel V, Fig. 2; Tafel VI, Fig. 4, 5 u. 9.

Die Axolotlleber zeigt in Bezug auf die Ausbildung der corticalen Zone der vorigen recht ähnliche Verhältnisse. Entsprechend der massigeren Entfaltung des ganzen Organs findet man die gröberen Gallengänge nicht allein innerhalb jener Zone, sondern auch schon im Innern der Leberschnitte in der Nähe der grossen Gefässe.

Die Leberzellen sind noch etwas grösser als bei Salamandra, ihr Protoplasma besteht aus einem prächtig entwickelten weiten Maschenwerk, welches aus feinen und feinsten Fäden mit oft deutlich verdickten Knotenpunkten zusammengeflochten ist. Innerhalb der Protoplasmastränge, d. h. in ihren Verlauf eingelagert, finden sich nicht selten zahlreiche ringförmige Gebilde, wie ich sie ganz ähnlich auch in der Leber der Schildkröte fand und die dort näher beschrieben werden sollen.

Die Begrenzung der Leberzellen ist eine ausserordentlich scharfe, die Zellen zeigen sowohl im Hunger, als auch im Fütte-

rungszustand ein exquisites Ectoplasma im Sinne Flemmings. Hat der Schnitt gerade eine Zellgrenze der Fläche nach getroffen, so kann man die Struktur dieses Ectoplasmas auf das deutlichste erkennen. Man sieht, dass einmal die Protoplasmafäden hier viel dichter liegen, als im Innern des Zellleibs, theilweise mit einander verfilzt sind und dass sie starke Varicositäten und Verbreiterungen zeigen. Zwischen diesen Protoplasmafäden erscheint dann noch eine andere homogene, sich etwas heller färbende Substanz. Auf dem Längsschnitt erkennt man, dass die den Zellleib durchsetzenden Protoplasmafäden direct in die Fäden des Ectoplasmas übergehen. Das letztere präsentirt sich auf dem Durchschnitt nicht selten als ein aus dicken Fäden geflochtenes Tau.

Die Kerne der Leberzellen sind verhältnissmässig klein, ihre chromatische Substanz zeigt nicht jene schöne, klare, ich möchte sagen durchsichtige Gliederung, welche den Kern der Salamandrazelle zu einem Lieblingsobject histologischer Forschung gemacht hat.

In Bezug auf die Zellauskleidung der gröberen und feineren Gallengänge und den Uebergang der letzteren in die Gallencapillaren kann ich ganz auf die bei Salamandra gegebene Darstellung verweisen, wesentliche Verschiedenheiten konnte ich wenigstens nicht beobachten. Auch bei Siredon werden die Gallengangzellen nach innen zu von einem an den verschiedenen Stellen verschieden stark entwickelten Cuticularsaum abgeschlossen, dessen directe Fortsetzung die Gallencapillarwand bildet.

Die Weite der Gallencapillaren schwankt zwischen 0,002 und 0,006 mm. Die Gallencapillarwand ist in der Siredonleber ungemein stark entwickelt und lässt auf den ersten Blick erkennen, dass es sich hier nicht um eine homogene structurlose, noch weniger aber um eine doppelt contourirte Membran handelt. Das Protoplasma ist an den Stellen, an welchen die Gallencapillare die Zelle berührt, deutlich verdichtet, die Protoplasmastränge sind hier erheblich dicker und zeigen unregelmässige Einlagerungen und Anschwellungen. Ist die Capillarwand der Fläche nach durchschnitten, so erscheinen in ihr feinere und gröbere, sie quer oder schief zur Längsachse durchsetzende Linien, zwischen welchen eine homogene, sich um ein Weniges heller färbende Substanz eingelagert ist. Die Gallencapillarwand gleicht in ihrer

Zusammensetzung vollständig dem Ectoplasma der Leberzellen, ein morphologischer Unterschied ist zwischen beiden nicht vorhanden. Ganz wie dort lässt sich auch hier beobachten, dass die Protoplasmafäden des Zellleibs direct in die Gallencapillarwand übergehen und dieselbe constituiren helfen. Eine künstliche Trennung der Gallencapillaren und der Leberzellen müsste nothwendig ein Zerreissen jener Fäden zur Folge haben.

Das Abgehen von blind endigenden Seitenzweigen von der Stammcapillare konnte auch hier beobachtet werden, doch im Ganzen viel seltener, als bei Salamandra. Dagegen scheint mir ein anderes, höchst eigenthümliches Verhalten der Gallencapillaren eine nähere Besprechung zu erheischen. Während sich nämlich einmal ähnlich wie bei Salamandra Ausläufer, welche in den Leberzellen endigen, nachweisen lassen, so durchsetzen andererseits auch die Gallencapillaren oder ihre Zweige direct den Leib der Leberzellen. Wenn auch eine Täuschung bei den recht grossen Zellen nicht so leicht möglich ist, so stand ich doch Anfangs diesem Befunde begreiflicherweise etwas skeptisch gegenüber, eine sehr eingehende Untersuchung ergab jedoch die volle Bestätigung desselben. Zu diesem Zwecke mussten etwas dickere Schnitte als gewöhnlich angefertigt werden, 0,005—0,01 mm; es wird dann das erwähnte Verhalten besonders in die Augen springend, wenn die Capillare, wie das nicht selten vorkommt, in Schlangenlinie die Leberzelle durchsetzt und der Kern in der Convexität eines der Bogen liegt. Beim Heben des Tubus erkennt man deutlich das Ectoplasma der Zelle, beim allmählichen vorsichtigen Senken die Capillare in ihren verschiedenen Abschnitten im Innern der Zelle und in gleicher Ebene mit ihr den Kern. Endet die Capillare in der Leberzelle, so strahlen von ihrer Spitze stärkere Protoplasmazüge in den Zellleib aus.

Testudo graeca.

Tafel V, Fig. 3; Tafel VI, Fig. 6.

Die Leber der Reptilien bietet der histologischen Untersuchung keine so günstigen Verhältnisse dar, als die der meisten Amphibien, wenn man davon absieht, dass bei ersteren die netzförmige Anordnung der Leberzellbalken oft viel deutlicher ausgeprägt ist als bei den letzteren; ich kenne keine Leber, welche

diese Anordnung schöner zeigt, als die der Schildkröten, besonders in den peripheren Schichten des Organs.

Bei der von mir näher untersuchten Testudo graeca hat das ganze Gallenabführungssystem eine ausserordentlich geringe Weite. Die Gallencapillaren haben einen Durchmesser von im Mittel 0,0005—0,001 mm, das Gleiche gilt auch von den feinsten Gallengängen. Die Gallencapillaren sind nur sehr schwer wahrzunehmen und gewöhnlich bekommt man nur ganz kurze Stückchen von ihnen zu Gesicht, was davon herrührt, dass die Gallencapillaren sehr stark geschlängelt verlaufen. Ihre Contouren sind nach innen scharf abgesetzte ziemlich dicke Linien, nach aussen, d. h. nach den Leberzellen zu zeigen sie keine sehr scharfe Grenze, sondern stehen mit dem Protoplasma jener Zellen in Zusammenhang. Obwohl von der Beobachtung von Structurverhältnissen innerhalb der Capillarwand bei diesen so sehr feinen Gebilden kaum die Rede sein kann, so glaube ich doch mit Zeiss homogene Immersion $^1/_{18}$ und Ocular 5 noch feine, quer verlaufende Fäden erkennen zu können.

Die die Gallengänge auskleidenden Zellen weisen keine irgendwie nennenswerthen Eigenthümlichkeiten auf, ihr Protoplasma hat das bekannte fein granulirte Aussehen. In den gröberen Gallengängen ist das Epithel cylindrisch oder cubisch, wird in den feineren Gängen immer mehr flach und macht dann, ohne dass sich Uebergangsformen dazwischenschieben, den Leberzellen Platz. Die Gallencapillarwand bildet auch hier die Fortsetzung des die Gangzellen überziehenden Cuticularsaums, welcher überall gut entwickelt ist.

Die Leberzellen selbst besitzen mehrere bemerkenswerthe Eigenschaften. Zunächst weist das Protoplasma an dem der Capillarwand benachbarten Ende der Zelle eine bedeutende Verdichtung auf. Von der Gallencapillarwand strahlen in grosser Zahl dünnere und dickere Stränge gegen die Mitte der Leberzellen aus. Dieser Umstand bildet auch mit einen Grund dafür, dass man die Gallencapillaren nur so schwer deutlich zu Gesicht bekommt, da sie von diesen starken Protoplasmamassen fast gänzlich verdeckt werden. Weiter nach der Mitte der Zelle zu lichtet sich das Protoplasma plötzlich sehr stark auf, aus den Strängen werden äusserst zarte dünne Fäden, welche ein den ganzen Zellkörper durchsetzendes sehr weitmaschiges Netz bilden. Auf

sehr dünnen Schnitten erscheint deshalb der äussere Theil der Zellen sehr licht, ja öfter fast ganz leer.

Eine andere Eigenthümlichkeit, welche der Leberzelle der Schildkröte zukommt, besteht in dem Auftreten zahlreicher bald kreisförmiger, bald mehr länglicher ringförmiger Gebilde. Ich habe Aehnliches gelegentlich auch in der Leber anderer Thiere, so beim Axolotl, bei der grünen Eidechse und beim Kaninchen beobachtet, doch traten diese Ringgranula, ich wähle diesen Ausdruck nur der Kürze halber, hier niemals so constant und in so grosser Zahl auf, wie dort. In einem Falle erreichten sie eine Grösse von fast 0,002 mm. Sie liegen meistens innerhalb der protoplasmatischen Fäden und Stränge, sind in deren Verlauf eingeschaltet; manchmal wollte es mir scheinen, als ob sie Querschnitte von kurzen Röhrchen darstellten, doch vermag ich über die Natur jener Gebilde etwas Bestimmtes nicht auszusagen.

Von dem Gedanken ausgehend, dass ihre Existenz vielleicht zu dem Fütterungszustand der Thiere in irgend welcher Beziehung stehen könne, liess ich von zwei gleich grossen Exemplaren das eine längere Zeit hungern, während das andere reichlich mit Regenwürmern, rohem Fleisch u. dergl. gefüttert wurde. Die angefertigten Präparate ergaben jedoch über die Natur jener Gebilde gar keinen Aufschluss, nur erreichten sie bei dem Fütterungsthier grössere Dimensionen, als bei dem Hungerthier.

Shore und Jones (15) scheinen in ihren Präparaten etwas ähnliches beobachtet zu haben. Nach ihrer Beschreibung soll „a dense collection of reddish granules“ um das Capillarlumen herumliegen und so eine dunkle Innenzone im Gegensatz zu einer hellen Aussenzone bilden. Etwas näheres liess sich aus den sehr stark schematisirten Abbildungen nicht ersehen.

Erwähnen möchte ich nochmals ausdrücklich, dass die oben beschriebene Protoplasmaverdichtung immer nur von der Gallencapillarwand ausstrahlt, also in den Leberzellen auch nur dann sehr ausgeprägt erscheint, wenn jene wirklich von dem Schnitt getroffen wurde. Da dieses Ereigniss aber bei den so ausserordentlich engen Capillaren nicht immer eintritt, so erscheint eine grosse Anzahl von Leberzellen sehr hell und nur von allerfeinsten Protoplasmafäden durchsetzt.

Lacertiden.

Tafel V, Fig. 4.

Von Eidechsen untersuchte ich unsere einheimische Lacerta stirpium und die südeuropäische Lacerta viridis. Die Zellen der Gallengänge zeigen durchweg den schon öfter beschriebenen Gangzellentypus und besitzen einen überall deutlichen Cuticularsaum. Leider ist es mir trotz des eifrigsten Durchmusterns meiner Präparate, die gerade hier sehr zahlreich waren, niemals gelungen, den Uebergang eines Gallengangs in die Gallencapillare in der Eidechsenleber zu beobachten.

Die Gallencapillaren selbst weisen in ihrem Durchmesser erhebliche Schwankungen auf, doch sind sie durchgehends mindestens doppelt so breit als bei der Schildkröte. Ihre Wandungen zeigen eine etwas geringere Dicke, als dort. Ueberall erscheinen in den Gallencapillaren der Eidechse sehr feine, sich dunkel färbende und gut abhebende Linien, welche innerhalb der Gallencapillarwand liegen und bald enge, bald weitmaschige Netze bilden mit deutlich verdickten Knotenpunkten. An manchen Stellen ist das Netz so engmaschig, dass es fast an die von Legros (10) gezeichneten Bilder erinnert. Anfangs glaubte ich diese Linien für die durch die structurlose Gallencapillarwand durchschimmernden Contouren der Leberzellen ansprechen zu müssen, doch zeigte sich sehr bald das Irrige dieser Annahme. Einmal deckt sich dieses Liniensystem absolut nicht mit den Grenzen der Leberzellen und dann liess sich mit grösster Sicherheit beobachten, dass die Linien nicht der Capillarwand auf-, sondern eingelagert sind. Als dann später noch die Befunde an der Axolotl- und Säugethierleber hinzukamen, konnte es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass es sich hier um feine Fäden handelt, welche ein die Gallencapillarwand constituirendes Element bilden.

Die Leberzellen sind sehr hoch, mehr cylindrisch als kubisch; innerhalb des meistens um den Kern herum verdichteten Protoplasmas findet sich ein Netz feinster Fäden, das mit der Gallencapillarwand in Zusammenhang steht. Dass zwischen diesen Protoplasmafäden und den in der Capillarwand beobachteten Fäden eine directe Verbindung besteht, liess sich nicht mit absoluter Sicherheit nachweisen. Ausserdem sieht man an einzelnen Stellen von der Gallencapillarwand bald dickere,

bald dünnere Stränge ausgehen, welche in dem dichten Protoplasma des Zellleibs verschwinden.

Kaninchen.

Tafel V, Fig. 5 u. 6; Tafel VI, Fig. 1.

Von einer Beschreibung der genugsam bekannten gröberen Gallengänge der Kaninchenleber mit ihrem hohen cylindrischen Epithel kann ich hier wohl vollständig absehen und mich gleich zu der Besprechung der feineren Gänge wenden. Sie verlaufen wie jene in dem interlobulären Bindegewebe und zeigen nach aussen von den Epithelzellen die spindelförmigen, glatten Muskelfasern zugehörigen Kerne. Die einzelnen Epithelzellen setzen sich gegen einander durch Trennungslinien ab, welche durch die Färbung gut hervorgehoben werden; an ihrem freien Ende tragen sie einen nur schwach ausgeprägten Cuticularsaum, der das Lumen des Gallenganges begrenzt. Von dem Protoplasma der Gangzellen lässt sich besonderes nicht berichten, es erscheint gleichmässig fein granulirt.

Je mehr sich der interlobuläre Gang seinem Ursprungsort nähert, desto undeutlicher werden die Grenzen der ihn auskleidenden Epithelzellen; nur an dem inneren Ende der Zellen sind sie noch gut erhalten und bilden ein in der Peripherie des Lumens erscheinendes, an vielen Stellen deutlich sichtbares Netzwerk anastomosirender Linien. Die Zellauskleidung des Ganges wird immer niedriger und die ihr aussen aufliegenden Muskelfasern verschwinden, so dass die Epithelzellen nun direct an die sie begleitenden Blut- resp. Lymphräume anstossen. Gleichzeitig hat sich auch der die freie Fläche der Zellen überziehende Cuticularsaum erheblich verstärkt, so dass das Lumen des Ganges nun von einer starken Contour eingerahmt erscheint. Die Grenzen der einzelnen Epithelzellen lassen sich nicht mehr erkennen und wir erhalten nunmehr folgendes Bild. Um einen im Durchschnitt 0,001—0,002 mm breiten Gang mit deutlicher, dunkel gefärbter Contour liegt eine ganz fein granulirte, fast homogen erscheinende, protoplasmatische Schicht, in welcher sich in grösseren oder geringeren Abständen bald länglich ovale, bald mehr rundliche Kerne finden. Die Innenfläche des Ganges umkreist ein deutliches Netz feiner Linien mit langgestreckten, sehr weiten Maschen.

Dass wir es hier mit Kernen von ächten Epithelzellen und nicht mit Spindelkernen, wie Asp (8) meint, zu thun haben, welche dem die interlobulären Gänge umgebenden Bindegewebe angehören, dürfte nach dem Vorausgegangenen wohl keinem Zweifel unterliegen. Nur sind bei den Epithelzellen der feinsten Gallengänge die Grenzen fast völlig verwischt und die Zellplatten scheinbar mit einander verschmolzen. Ihre Grenzen lassen sich jedoch aus der im Lumen des Ganges erscheinenden Zeichnung von netzförmig angeordneten Linien erkennen. Durch Heben und Senken des Tubus lässt sich erkennen, dass dieses Liniensystem nicht in einer Ebene liegt, sondern das Lumen umkreist. Dass übrigens auch noch eine Kittsubstanz, wenn auch nur in Spuren vorhanden ist zwischen den einzelnen Epithelzellen wird dadurch bewiesen, dass nach Höllensteininjection in die Gallengänge feinste Trennungslinien sichtbar werden.

Der Uebergang der feinsten Gallengänge in die Gallencapillaren ist in der Säugethierleber recht schwer zu beobachten, am leichtesten gelingt es noch in der Kaninchenleber mit ihrem gut entwickelten, interlobulären Gewebe. Hier habe ich denn auch des öfteren Uebergangsstellen gefunden und genau studirt. Zur Bildung eines Gallengangs treten meistens zwei, seltner drei Gallencapillaren zusammen. Der Uebergang findet immer statt genau an der Grenze der Läppchen und niemals konnte ich, wie Asp (8), zwischen den Leberzellen noch Gallengänge mit spindelförmigen Zellen finden. Der Uebergangsmodus ist ganz derselbe, wie bei den Amphibien und Reptilien. An die Stelle der Gangzellen treten die Leberzellen. Das Lumen des Gallengangs wird gewöhnlich, bevor es in das Capillarlumen übergeht, etwas weiter, die Kerne werden mehr rundlich und die sie umgebende protoplasmatische Zone verbreitert sich um ein Geringes; die ja schon im Endstück des interlobulären Ganges deutlich ausgeprägte. Innencontour geht unter allmählicher Verdickung in die Gallencapillarwand über, die letztere ist also auch hier die direkte Fortsetzung des die Gangzellen continuirlich überziehenden Cuticularsaums.

Eine allmähliche Umwandlung der Gangzellen in Leberzellen, wie ich sie bei den Amphibien beschrieben und wie sie nach Hering (3) auch in der Kaninchenleber vorkommen soll, konnte ich nicht beobachten, doch lässt ein Umstand auch in dieser Beziehung recht wohl einen Vergleich mit der Amphibienleber

zu. Während nämlich bei glycogenreichen Lebern im Innern der Läppchen das Leberzellenprotoplasma vielfach weitmaschige Netze bildet, so zeigen die Zellen in der äussersten Randzone der Läppchen immer mehr ein helles, feingranulirtes Aussehen, sie nähern sich also gewissermaassen auch mehr dem Gangzellentypus.

Die Gallencapillaren sind in ihrem Durchmesser weder bei demselben Thier, noch bei verschiedenen Exemplaren sehr constant, durchgängig fand ich jede Capillare etwas weiter, als das Endstück des interlobulären Ganges, in welchen sie mündet. 0,002 mm dürfte wohl als mittlere Weite der Gallencapillaren des Kaninchens angesehen werden.

Die Gallencapillarwand stellt eine ziemlich dicke, überall gut entwickelte, scharfe, aber niemals doppelte Contour dar. An sehr vielen Stellen sieht man in ihr ein ganzes Netz feiner Linien, ähnlich wie bei Lacerta. Dass es sich hier nicht mehr um Zellgrenzen handelt, wie in dem interlobulären Gang, ist auf den ersten Blick zu erkennen, denn dazu sind die Netze viel zu engmaschig. Die zwischen den Fäden liegende Substanz erscheint homogen, gleichmässig dunkel gefärbt und lässt weitere Strukturverhältnisse nicht mehr erkennen.

Hund.

Tafel V, Fig. 7.

Das System der Gallenwege des Hundes zeigt in seinem Bau eine weitgehende Uebereinstimmung mit dem des Kaninchens und ich würde seiner hier gar nicht speciell Erwähnung gethan haben, wenn nicht die noch später zu beschreibenden Versuche zum grossen Theil an Hunden ausgeführt worden wären. Die Capillaren haben durchschnittlich etwas geringere Weite, als beim Kaninchen, sie zeigen ebenso wie dort deutliche Wandungen, in welchen sich jedoch ausgeprägte Strukturverhältnisse nicht oder doch nur in seltenen Fällen beobachten lassen.

Der Uebergang der feinsten Gallengänge in die Gallencapillaren ist beim Hund ausserordentlich schwer zu finden, doch ist es mir einigemal gelungen, entsprechende Stellen zu Gesicht zu bekommen; auch hier zeigen sich ganz dieselben Verhältnisse, wie beim Kaninchen.

Sehr oft konnte ich erkennen, wie von der Gallencapillar-

wand stark gefärbte Stränge ausgingen, welche sich verzweigen und in dem Protoplasma der Leberzellen ein äusserst feines Netz mit Knotenpunkten bilden. Gar nicht selten bildet eine kleine, hohle, spitz ausgezogene Ausstülpung der Gallencapillare in die Leberzelle den Ausgangspunkt dieser Stränge. Wie ich aus einer vor ganz Kurzem erschienenen Mittheilung von Kölliker (19) ersehe, scheint dieser Autor etwas ähnliches in der Leber der Maus und des Kaninchens beobachtet zu haben.

Unterbindungsversuche.

Tafel VI, Fig. 2 u. 3.

Zum Studium des Baues der Gallencapillarwand habe ich dann auch im Laufe des vorigen Jahres eine grössere Anzahl von Unterbindungen des Ductus choledochus an Hunden und Kaninchen ausgeführt, um eine künstliche Gallenstauung hervorzurufen. In letzter Zeit habe ich nach dem Vorgang von von Frey und Harley (16) einige Tage nach dieser Operation noch die Unterbindung des Ductus thoracicus folgen lassen, um der Galle auch diesen Abflussweg zu verlegen. Auf die Technik beider Operationen brauche ich hier wohl nicht näher einzugehen und werde auch die Resultate nur in so weit mittheilen, als sie sich ganz speciell auf den vorliegenden Gegenstand beziehen.

Wenn wir die Leber eines Hundes oder eines Kaninchens einige Tage nach der Unterbindung des Ductus choledochus untersuchen, so finden wir die Gallencapillaren stark erweitert und buchtig ausgedehnt. Die Capillare erscheint ähnlich, wie ein ad maximum gefülltes Lymphgefäss mit zahlreichen grösseren und kleineren Ausbuchtungen besetzt. Zwischen je zwei solchen Buckeln liegt eine scharfe, weit in das Capillarlumen vorspringende Falte, auf deren Höhe eine dunkel gefärbte Linie erscheint. Das ganze Capillarlumen wird so von einem Netze dunkler Linien durchzogen, welches vollständig dem in der normalen Gallencapillare beschriebenen gleicht. Während diese Linien unter normalen Verhältnissen in den Gallencapillaren des Hundes nur sehr schwer und unvollständig zu beobachten sind, erscheinen sie bei der künstlichen Gallenstauung auch hier sehr deutlich.

Ganz anders jedoch wird das Bild, wenn man die Leber in einem späteren Stadium der Gallenstauung untersucht. Von der starken Erweiterung und buchtigen Auftreibung der Gallen-

capillare ist wenig mehr zu sehen, das Capillarlumen ist auf seine ursprüngliche Weite zurückgegangen oder ist sogar abnorm eng geworden. Die unter normalen Verhältnissen das Lumen einfassende Contour erscheint nicht mehr als starke, continuirliche Linien, sondern zeigt Unterbrechungen und Zerfall in einzelne Stücke. Die Contour der Gallencapillare bildet jetzt ein feiner Saum, die Grenze des Leberzellenprotoplasmas. Dagegen ist das Netzwerk der Fäden, welche innerhalb der Gallencapillarwand lagen, noch erhalten und steht mit jenen einzelnen Stücken der ehemaligen Contour in Zusammenhang.

Ausserdem haben sich aber auch Verbindungswege zwischen den Gallencapillaren und den Lymphräumen gebildet. An einzelnen Stellen erscheinen breite offene Communicationen, in deren Lumen ebenfalls ein Netzwerk feiner Linien mit verdickten Knotenpunkten zu sehen ist. An anderen Stellen haben diese Communicationen mehr den Charakter von Spalten zwischen den Leberzellen mit stark gefärbten Contouren. Auch in diesen Spalten gehen von einer Wand zur anderen Fäden und Stränge. An beiden Seiten sowohl gegen die Gallencapillare, als gegen den Lymphraum hin ist die Communication eine offene.

Als Controlversuch wurde einem Hund der Ductus thoracicus allein unterbunden und dann das Thier nach acht Tagen getödtet. Die Untersuchung der Leber lieferte ein Bild, wie es in den Fällen ausserordentlich hohen Glycogengehalts entsteht, obgleich das Thier nur sehr wenig Nahrung zu sich genommen hatte. Die Leberzellen enthalten ein sehr weitmaschiges Protoplasmanetz mit stark ausgebildetem Ectoplasma. Die Gallencapillaren sind sehr eng geworden, sonstige Veränderungen liessen sich weder an ihnen, noch an den Lymphräumen beobachten. Ob die Leber dieses Thieres wirklich stark glycogenhaltig war, vermag ich nicht zu entscheiden, da ich jenen Befund nicht weiter verfolgt habe.

In dem Folgenden möchte ich nun versuchen, die bis jetzt gewonnenen Resultate zu sichten und kritisch zu beleuchten. Der Uebergang der feinsten Gallengänge in die Gallencapillaren erfolgt in allen den daraufhin untersuchten Fällen im wesentlichen in gleicher Weise, überall treten an die Stelle der Gangzellen die Leberzellen mit oder ohne dazwischen geschaltete

Uebergangsformen; während die letzteren bei den niederen Wirbelthieren meistens vorzukommen scheinen, fehlen sie bei den Säugern. Wir sehen also, dass der Uebergangsmodus im Wesentlichen derselbe ist, wie er schon von Hering beschrieben wurde und die Leber unterscheidet sich somit in dieser Beziehung keineswegs von allen anderen Drüsen.

Ein Uebergangsmodus, wie er von Asp beschrieben worden ist, konnte niemals und nirgends beobachtet werden. Das Vorkommen eines solchen bei den Säugern ist einmal aus vergleichend histologischen Gründen höchst unwahrscheinlich, andererseits ist es aber auch deshalb einfach unmöglich, weil sich direct beobachten lässt, dass jene Spindelzellen, welche sich nach Asp bis zwischen die Leberzellen verfolgen lassen sollen, schon viel früher verschwinden. Jener Autor hat sich eben durch die mit einander verschmolzenen Zellen der feinsten interlobulären Gänge täuschen lassen, was ja auch bei der Betrachtung der von ihm geübten Untersuchungsmethoden leicht verständlich wird.

Die Epithelzellen der interlobulären Gallengänge werden bei allen untersuchten Thieren von einem bald mehr, bald weniger deutlich entwickelten Cuticularsaum überzogen. Wenn dieser Saum auch in vielen Fällen innerhalb der gröberen Gallengänge nur schwach angedeutet war, so wurde er doch immer stärker, je enger der Gallengang wird, d. h. je mehr sich derselbe seinem Ursprungsort, der Gallencapillare nähert.

Mit diesem Cuticularsaum steht in ununterbrochener Verbindung die Gallencapillarwand, sie bildet seine directe Fortsetzung. Mit dieser schon von Eberth betonten Thatsache fällt jedoch nach meiner Meinung der Begriff der Gallencapillarwand, als der eines selbstständigen Gebildes, denn dann könnten wir mit der gleichen Berechtigung auch den die interlobulären Gallengänge auskleidenden Cuticularsaum, als ein solches bezeichnen. Der Cuticularsaum setzt sich zusammen aus den cuticularisirten innersten Abschnitten der Epithelzellen des Ganges, etwas ganz ähnliches lässt sich für die Gallencapillarwand nachweisen.

In jener Membran lassen sich überall bald feine, bald gröbere Fäden erkennen, welche ein die ganze Wand durchsetzendes Maschenwerk bilden. Zwischen den Fäden dieses Gerüstes liegt eine homogene, sich weniger dunkel färbende Substanz, sie scheint in vielen Fällen normaler Weise so stark ausgebildet zu

sein, dass sie die Fäden vollständig verdeckt. In der Siredonleber lässt sich nun ganz deutlich der Nachweis führen, dass jene Fäden in ununterbrochener Verbindung mit den den Zellleib constituirenden Protoplasmafäden stehen.

Die Leber der Säuger und vieler anderer niedriger stehender Thiere zeigt im Hungerzustand keine ausgeprägte Aussenzone, kein Ectoplasma in dem Sinne Flemmings. Erst im Fütterungszustand, besonders aber bei reichlichem Glycogengehalt bildet sich eine derartige verdichtete Aussenzone. Das Ectoplasma ist also hier eine vergängliche Bildung, welche in ihrer Existenz abhängig ist von dem physiologischen Zustand der Leberzellen. Ganz anders aber liegen die Verhältnisse beim Siredon. Die Axolotlleber zeigt ein deutlich ausgeprägtes Ectoplasma, welches sich constituirt aus den hier stärker entwickelten Protoplasmafäden und einer homogenen Zwischensubstanz.

Ein Vergleich dieses Ectoplasmas mit der Capillarwand ergiebt die völlige Uebereinstimmung beider in der Siredonleber; an dem Zustandekommen beider Gebilde sind wesentlich die Protoplasmafäden des Zellleibs betheiligt. Betrachten wir uns die Leber der übrigen untersuchten Thiere auf diese Verhältnisse hin, so kommen wir zu ganz ähnlichen Resultaten, nur ist hier das Leberzellenectoplasma ein variables Gebilde geworden, die Gallencapillarwand dagegen ist constant geblieben.

Während bei Siredon der Zusammenhang zwischen Leberzelle und Gallencapillarwand ein ausserordentlich inniger ist, so scheint dieses Verhältniss in den anderen Fällen sich etwas zu ändern, zwar lassen sich auch hier vielfach Fäden nachweisen, welche von der Gallencapillarwand ausgehen, resp. von dem Leberzellenprotoplasma aus in sie übergehen, eine Trennung beider muss unbedingt ein Zerreissen jener Fäden zur Folge haben. Man kann jedoch sagen, dass hier die Wandung eine etwas grössere Selbstständigkeit erlangt hat.

Wir kommen mithin zu dem Resultat, dass wir es in der Gallencapillarwand mit einem modificirten Ectoplasma der Leberzellen zu thun haben. So weit ich die einschlägige Literatur überblicke, ist eine derartige Ansicht zuerst vermuthungsweise von Kölliker ausgesprochen worden. Dieser Autor sagt in seinem Handbuch der Gewebelehre wörtlich folgendes: „Uebrigens würde ich das, was Eberth Cuticula nennt, lieber als Zell-

membran bezeichnen und sagen, dass eine solche in der Gegend der Gallencapillaren besser ausgeprägt sei, als an den übrigen Stellen." Den thatsächlichen Beweis, dass es sich nicht, wie Eberth glaubt, um eine cuticulare Ausscheidung der Leberzellen handelt, glaube ich durch den Nachweis der Strukturverhältnisse innerhalb der Capillarwand vollständig erbracht zu haben.

Die Bildung der Gallencapillarwand kann also naturgemäss nur so erfolgt sein, dass derjenige Theil der Aussenschicht, mit welchem eine jede Leberzelle an das Capillarlumen stösst, eine Modifikation erfahren hat in Form eines Ectoplasmas. Die so modificirten Grenzschichten benachbarter Leberzellen verschmelzen in ihrer Peripherie mit einander und formiren so ein Rohr, die Gallencapillarwand. Diese Verschmelzung scheint überall eine sehr innige zu sein, da sich Trennungslinien, welche einer etwa vorhandenen Kittsubstanz entsprächen, nicht nachweisen lassen; ferner legt dafür auch der Umstand Zeugniss ab, dass es bei einzelnen Thieren gelingt, die Gallencapillarwand in Form eines Rohres auf kleinere Strecken zu isoliren. Eine Beobachtung jedoch scheint mir dafür zu sprechen, dass es durch geeignete Mittel gelingt, den Zusammenhang der die Capillarwand zusammensetzenden Ectoplasmapartieen zu lösen.

Wir haben durch verschiedene Arbeiten aus dem Ludwig'schen Laboratorium (von Fleischl, Kunkel etc.) erfahren, dass die Galle dann, wenn man den Ductus choledochus unterbindet, durch den Ductus thoracicus abfliesst. Später haben dann von Frey und Harley gezeigt, dass in solchen Fällen offene Communicationen zwischen den Gallencapillaren und den Lymphräumen bestehen. Wie schon erwähnt, stimmen meine Beobachtungen mit diesen Ansichten vollständig überein. Es fragt sich nur, wie sollen wir jene neu entstandenen Verbindungswege auffassen. Ich glaube, dass es sich hier wesentlich nur um zwei verschiedene Auslegungen handeln kann.

Einmal lässt sich denken, dass jene breiten Communicationen, welche sich immer nur zwischen den Leberzellen finden, so entstanden sind, dass sich die Gallencapillare ausserordentlich stark ausgedehnt hat. Die Ausbuchtung wird natürlich da am leichtesten zu Stande kommen, wo der Widerstand der umgebenden Gebilde am geringsten ist und wird sich deshalb ihren Weg

meistens zwischen den Leberzellen bahnen. Ist die so ausgebuchtete Gallencapillare dann am Lymphraum angelangt, so platzt sie und die Galle ergiesst sich in jenen Raum. Für diese Anschauung spricht die Thatsache, dass die neu entstandenen Verbindungswege die gleiche Wandstruktur aufweisen, wie die Gallencapillare selbst. Andererseits sprechen gewichtige Thatsachen gegen jene Hypothese. Die Ausdehnung, welche die Gallencapillaren in Folge der Unterbindung des Ductus choledochus erfahren, betrifft einmal ihren Gesammtquerschnitt; derselbe erweitert sich jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze, ist diese überschritten, so bilden sich lediglich Auszackungen, welche jenen homogenen Theil der Gallencapillarwand betreffen, der zwischen der fädigen Gerüstsubstanz liegt. Die beiden, die Wand constituirenden Elemente haben also eine ganz verschiedene Elasticität, welche bei dem Fadengerüst jedenfalls nicht so bedeutend ist, als dass sich jene verhältnissmässig grosse Verbindungswege bilden könnten.

Die andere und, wie ich gleich bemerke, für mich weit wahrscheinlichere Erklärung ist die folgende. Durch den innerhalb der Gallenwege herrschenden hohen Druck löst sich hier und da die Verbindung der die Gallencapillarwand zusammensetzenden Ectoplasma-Abschnitte und die Galle gelangt nun frei zwischen die Leberzellen, zwischen welchen sie sich ihren Weg bis in den Lymphraum hinein bahnt. Die Thatsache, dass die neuentstandenen Verbindungswege eine ähnliche Struktur, wie die Gallencapillarwand zeigen, lässt sich durch den längeren Contact mit der strömenden Galle erklären. Die Aussenschicht der Leberzellen wird auch in diesen Verbindungswegen in Form eines Ectoplasmas umgewandelt, welches der Gallencapillarwand nahezu oder völlig gleichwerthig ist.

Ist diese meine Ansicht richtig, so würde sich auch daraus leicht ein Schluss auf die Genese der Gallencapillarwand im Allgemeinen ziehen lassen. Ein definitives Urtheil darüber lässt sich nur an der Hand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen gewinnen, welchen ich mich auch in der nächsten Zeit zu widmen gedenke.

Am Schlusse meiner Ausführungen angelangt, ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimrath Heidenhain meinen besten Dank auszusprechen; er stand mir stets mit Rath und That zur Seite. Grossen Dank schulde ich auch meinem verehrten Collegen Herrn Dr. Röhmann, der mich in die Geheimnisse der Mikrophotographie einführte und die Aufnahmen für die beigegebene Lichtdrucktafel machte.

Literaturangabe [1]).

1. Chrzonzczewski, Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Virchow's Archiv, Bd. 35, 1866.
2. Hering, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Zwei Mittheilungen an die kais. Akad. d. Wiss. zu Wien v. 11. März u. 6. Dez. 1866.
3. Derselbe, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Archiv für mikr. Anat. Bd. III, 1867.
4. Eberth, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. Virchow's Archiv, Bd. 39, 1867.
5. Derselbe, Untersuchungen über den Bau der Wirbelthierleber. Archiv f. mikr. Anat., Bd. III, 1867.
6. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1867.
7. Hering, Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. I. Leipzig 1871.
8. Asp, Zur Anatomie und Physiologie der Leber. Berichte über d. Verhandl. d. königl. sächs. Gesellschaft d. Wiss. Math.-phys. Cl. Bd. XXV, 1873.
9. Von Fleischl, Von der Lymphe und den Lymphgefässen der Leber. Arbeiten aus d. physiol. Anst. zu Leipzig. IX. Jahrg. 1873.
10. Legros, Sur la structure et l'épithélium propre des canaux sécréteures de la bile. Journal de l'anat. et de la phys. Dixième année. 1874.
11. Peszke, Beiträge zur Kenntniss des feineren Baues der Leber. Inaug.-Diss. Dorpat 1874.
12. Popoff, Ueber die natürliche pathologische Injection der Gallengänge und einige nach der Unterbindung des Ductus choledochus bei Thieren beobachtete pathologische Erscheinungen. Virchow's Archiv, Bd. 81, 1880.

1) In Bezug auf die ältere Literatur vergleiche man die Angaben von Kölliker (6) und Peszke (11).

13. Heidenhain, Absonderungsvorgänge in Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. V, 1. Theil. Leipzig 1883.
14. Lahousse, Contributions à l'étude des modifications morphologiques de la cellule hépatique pendant la sécrétion. Archives de Biologie, Tome VII, 1887.
15. Shore Thomas und Jones Lewes, On the structure of the vertebrate Liver. The Journal of Physiol. Vol. X. 1889.
16. Von Frey und Vaughan Harley, Ueber Gallenstauung ohne Icterus. Verhandlungen des XI. Congresses für innere Medicin zu Leipzig. 1892.
17. Heidenhain, M., Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift H. Geheimrath A. v. Kölliker gewidmet vom anatomischen Institut der Universität Würzburg. Leipzig 1892.
18. Retzius, Weiteres über die Gallencapillaren und den Drüsenbau der Leber. Biologische Untersuch. Neue Folge IV, Bd. 9. Stockholm 1892.
19. Von Kölliker, Die Nerven der Milz und der Nieren und die Gallencapillaren. Sitzungsberichte d. Würzburger phys.-medic. Gesellschaft. Sitzung vom 14. Januar 1893.

Nach Schluss des Manuskripts erschienen noch die beiden folgenden Arbeiten, deren Ergebnisse leider nicht mehr Berücksichtigung finden konnten.

Vaughan Harley, Leber und Galle während dauernden Verschlusses von Gallen- und Brustgang. Archiv f. Anat. und Phys. Physiol. Abth. 1893.
Geberg, Ueber die Gallengänge in der Säugerleber. Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Physiol. Bd. X, Heft 3.

Es ist für mich besonders erfreulich, dass der letztgenannte Autor in Bezug auf die Auffassung der Gallencapillarwand zu ganz den gleichen Resultaten kommt, wie ich.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V und VI.

Tafel V.

Fig. 1. Schnitt aus der Leber von Salamandra maculata. Uebergang eines Gallenganges ig, in die Gallencapillare c. gz Epithelzellen des Gallengangs, ugz Uebergangsformen, lz Leberzellen. sz ein von der Stammcapillare abgehender Seitenzweig.

Fig. 2. Schnitt aus der Leber von Siredon pisciformis. Die den Gallengang ig auskleidenden niedrigen Zellen gehen in die

Leberzellen lz über, zwischen beiden Uebergangsformen. c. Gallencapillare. Der Cuticularsaum der Gangzellen ist deutlich wahrnehmbar.

Fig. 3. Schnitt aus der Leber von Testudo graeca. Die Anfangs noch kubischen Gangzellen werden immer niedriger und an ihre Stelle treten unmittelbar die Leberzellen. Von der Wand der Gallencapillare aus strahlen starke Protoplasmastränge in die Leberzellen aus; in den letzteren zahlreiche ringförmige Granula.

Fig. 4. Schnitt aus der Leber von Lacerta stirpium. In der Wand der Gallencapillare erscheint eine deutliche netzförmige Zeichnung feiner Linien. Ferner gehen von dieser Wand einmal hier und da stärkere Stränge st aus, die in dem Protoplasma der Leberzellen verschwinden, dann aber heften sich auch feinere Protoplasmafäden an sie an. Bei bc Blutcapillaren mit Blutkörperchen.

Fig. 5. Schnitt aus einer Kaninchenleber. ig Interlobulärer Gang mit den auskleidenden Zellen gz, deren Grenzen noch theilweise erhalten sind, ng feinster interlobulärer Gallengang, k Kerne der Gangzellen, die Zellplatten sind mit einander verschmolzen, in der Peripherie des Lumen netzförmige Zeichnung. bc Blutcapillaren mit Blutkörperchen, lz Leberzellen, c Gallencapillaren.

Fig. 6. Schnitt aus einer Kaninchenleber. Es treten bei x zwei Gallencapillaren zur Bildung eines interlobulären Ganges zusammen. Innerhalb der Gallencapillarwand sind feine Fäden sichtbar. Sonstige Bezeichnung wie vorher.

Fig. 7. Schnitt aus der Leber des Hundes. Von der Wand der Gallencapillaren aus strahlen feine Fäden x in das Innere der Leberzellen und bilden hier ein Netzwerk mit deutlich verdickten Knotenpunkten. Manchmal bildet den Anfang eines solchen Fadens eine hohle, spitz ausgezogene Ausstülpung der Gallencapillare.

Alle Abbildungen dieser Tafel wurden mit Zeiss homogene Immersion $^1/_{18}$ und Ocular 4 gezeichnet. Projection auf den Objekttisch.

Tafel VI[1]).

Sämmtliche Photogramme dieser Tafel stellen Momentaufnahmen bei Röhmann'schem Blitzlicht dar. Sie wurden erhalten mittels des Zeiss'schen mikrophotographischen Apparats bei einer Balglänge von 50 cm.

Fig. 7. Schnitt aus der Leber von Salamandra maculata. Der Schnitt hat den Uebergang eines feinen Gallengangs in den Anfang der Gallencapillare getroffen. Während das Lumen unten von

1) Aus technischen Gründen musste leider eine Aenderung in der Anordnung der Figuren erfolgen.

typischen Gangzellen ausgekleidet ist, werden die Zellen nach oben zu höher und gehen in die Leberzellen über. Zwischen beiden Uebergangsformen, von denen eine besonders schön rechts oben zu sehen ist, mit beginnender Protoplasmaauflichtung. Man erkennt den die Gangzellen überziehenden Cuticularsaum, doch ist derselbe nicht an allen Stellen gleich deutlich. Am oberen Ende des Bildes ein Blutsaum mit einer farblosen Blutzelle. Zeiss Proj. Oc. 2, Apochr. 2 mm.

Fig. 8. Schnitt aus der Leber von Salamandra maculata. In der Mitte erscheint eine längsgetroffene Gallencapillare, welche nach oben zu Seitenzweige zwischen die Leberzellen schickt. Die letzteren zeigen in den der Gallencapillare abgewandten Theilen das charakteristische grobmaschige Protoplasmanetz, während der der Gallencapillare anliegende Abschnitt stark verdichtet ist. Die Gallencapillare verläuft auf der Mitte des Leberzellbalkens, welcher oben und unten von Blattcapillaren eingefasst wird. Zeiss Proj. Oc. 2, Object. $^1/_{18}$.

Fig. 9. Schnitt aus der Axolotlleber. Die grossen Leberzellen erscheinen überall durch ein stark ausgeprägtes Ectoplasma gegen einander abgegrenzt. Von der Wandung der Gallencapillaren, deren mehrere zu sehen sind, strahlen Protoplasmastränge in die Leberzellen aus. Zeiss Proj. Oc. 2, Apochr. 2 mm.

Figg. 4 u. 5 stellen Schnitte aus der Axolotlleber dar. Sie sollen den Bau der Gallencapillarwand und ihr Verhältniss zu dem Leberzellenprotoplasma demonstriren. Ich glaube, dass es hier einer näheren Erklärung nicht bedarf. Fig. 4 ist mit Zeiss Proj. Oc. 4, Apochr. 2 mm, Fig. 5 mit Zeiss Proj. Oc. 2, Obj. $^1/_{18}$ aufgenommen.

Fig. 6. Schnitt aus der Leber von Testudo graeca. Die netzförmige Anordnung der Leberzellbalken zeigt sich hier auf das Schönste, in den dazwischen liegenden Bluträumen zahlreiche rothe und farblose Blutkörperchen. An einzelnen Stellen wird man die sehr engen Gallencapillaren erkennen, von deren Wand Protoplasmastränge ausstrahlen. Die hier nicht sehr zahlreichen Ringgranula erscheinen bei dieser Vergrösserung als kleine Pünktchen. Zeiss Proj. Oc. 2, Apochr. 2 mm.

Fig. 1. Schnitt aus der Kaninchenleber. Das Photogramm soll nur ein Uebersichtsbild über den Verlauf der Gallencapillaren geben, doch wird man auch schon bei dieser Vergrösserung hier und da Fäden in der Gallencapillarwand sehen. Zeiss Proj. Oc. 2, Apochr. 2 mm.

Fig. 2. Schnitt aus der Kaninchenleber acht Tage nach der Unterbindung des Ductus choledochus. Auf dem mittleren Zellbalken verläuft von oben nach unten durch das Gesichtsfeld eine in ihrem oberen Abschnitt stark ausgebuchtete Gallencapillare, in deren Wand zahlreiche feine Fäden erscheinen. Etwas unterhalb der Mitte findet sich ein neu entstandener

Verbindungsweg zwischen Gallencapillare und Lymphraum. Ein ähnliches Verhalten zeigt sich in der rechten unteren Ecke des Gesichtsfeldes. Zeiss Proj. Oc. 2, Obj. $^1/_{18}$.

Fig. 3. Schnitt aus der Leber eines Hundes 14 Tage nach Unterbindung des Ductus choledochus, 8 Tage nach der Ligatur des Ductus thoracicus. Auf dem von rechts nach links verlaufenden Zellbalken erscheint in der Mitte des Gesichtsfeldes eine Gallencapillare. Ihre Wand stellt auf dem Längsschnitt nicht mehr eine continuirliche dichte Linie dar, sondern sie ist in Fragmente aufgelöst, zwischen welchen sich feine Fäden ausspannen. Leberzellen ziemlich stark destruirt mit Gallenablagerungen im Innern. Zeiss Proj. Oc. 4, Apochr. 2 mm.

Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut.

Dritte Mittheilung.

Von

G. Bizzozero,
Professor in Turin.

(Auszug aus den „Atti della R. Accademia delle scienze di Torino"; Sitzungen vom 29. Mai, 26. Juni, 4. Dezember 1892 u. 8. Januar 1893.)

Hierzu Tafel VII—X.

Darm der Eidechsen.

Ueber die Untersuchungen, die ich an dem Darm der Lacerta muralis vorgenommen habe, kann ich in aller Kürze berichten, da der Regenerationsprocess des Epithels hier ein sehr einfacher ist[1]).

Die Darmschleimhaut weist weder Zotten noch Querfalten auf. Ihre Oberfläche erhält jedoch eine grössere Ausdehnung durch lange Längsfalten, welche, wie beim Triton, je

1) Ich habe besonders in Pikrinsäure gehärtete Präparate benutzt, da dieselbe die Zellenumrisse deutlicher als die anderen, ebenfalls von mir versuchten Härtungsmittel, hervortreten lässt.

nach den verschiedenen Darmabschnitten an Zahl (20, 30 und mehr) und in der Höhe variiren. Ihre Anordnung und ihr Verlauf kann in einem eben dem Thiere entnommenen, in der Länge gespaltenen, ausgebreiteten und durch Hinaufgiessen einiger Tropfen Alkohol etwas undurchsichtig gemachten Darm mit einer Linse gut überblickt werden. Sie sind parallel zu einander angeordnet und haben einen wellenförmigen Verlauf, jedoch mit weniger markirten Wellen als beim Triton. In einem Querschnitt des Darms sieht man eine jede Falte aus einer ganz dünnen Bindegewebsplatte bestehen, welche mit einer relativ dicken sich in die Wölbungen (Fornices) zwischen einer Falte und der andern fortsetzenden Epithelschicht bekleidet ist.

Das Epithel besteht, wie gewöhnlich, aus Protoplasma- und aus Schleimzellen[1]).

Die Schleimzellen sind verhältnissmässig sehr spärlich. Sowohl ihrer geringen Zahl als auch ihrer bedeutenden Kleinheit wegen hielt ich mich nicht lange mit der Untersuchung bei ihnen auf. In den Fornices sind sie fast cylinderförmig; der Kern ist rund oder oval und an dem basalen Ende der Zelle gelagert (ohne jedoch abgeplattet zu sein). Der Raum zwischen dem Kern und dem freien Ende der Zelle wird vom Schleimklümpchen eingenommen, das mit Safranin sich gelb färbt, ganz gleich, ob zur Härtung Alkohol angewendet worden ist, oder Pikrinsäure; die gelbe Farbe verschwindet, wenn, um das Präparat zu erhalten, eine Zuckerlösung hinzugefügt wird, wobei jedoch zu bemerken ist, dass in den mit Pikrinsäure behandelten Präparaten die gelbe Farbe langsamer verschwindet. — Im obern Theil der Falten nehmen die Schleimzellen die Becherform an (Taf. VII, Fig. 2); im Schaft des Bechers befindet sich, von der Basis der Zelle etwas abgerückt, der Kern.

Die Protoplasmazellen sind im Allgemeinen lang und schmal. Gewöhnlich sind sie jedoch in den Fornices kürzer als im obern Theil der Falten. Sie haben ein netzförmiges Proto-

1) Auch bei der Eidechse gewahrt man zwischen den Epithelzellen viele durchwandernde Leukocyten, und im Protoplasma einiger derselben fehlen nicht jene Einschlüsse, jene aus chromatophiler Substanz bestehenden Körperchen, die man auch beim Triton und bei den Säugethieren wahrnimmt und die als Ueberbleibsel zerstörter Leukocyten zu betrachten sind.

plasma, das, natürlich bei gut genährten Thieren, reich an Fetttröpfchen von verschiedener Grösse ist, und werden an der freien Oberfläche von einem verhältnissmässig dünnen gestrichelten Saum begrenzt, der sich auf das ganze Oberflächenepithel fortsetzt, also auch dort, wo dieses den tiefsten Theil der Fornices bekleidet. Der ovale Kern ist in den Fornices, im untersten Theil der Zelle gelagert; gegen den obern Theil der Falten hin entfernt er sich von der Basis und gelangt bis zur Mitte des Zellenkörpers, und mitunter auch darüber hinaus (Fig. 2).

Was beim Darmepithel der Eidechsen am meisten auffällt, ist, dass es nicht überall als ein einschichtiges Epithel angesehen werden kann. Zwischen den tiefen Enden der Cylinderzellen sind oft Zellen von unregelmässig polyedrischer Gestalt gelagert, die mit der einen Seite auf der Schleimhaut ruhen und mit der andern sich mehr oder weniger in die Höhe zwischen die darüber liegenden Zellen drängen. Ihr Kern ist dem der Cylinderzellen ähnlich, nur etwas mehr abgerundet.

Die Zahl dieser Zellen ist je nach dem Punkte, den wir betrachten, verschieden. In den Fornices sind sie so zahlreich, dass sie mitunter eine fortlaufende Schicht bilden (Fig. 1). Je weiter nach oben wir auf den Falten gehen, werden sie dagegen immer spärlicher, sodass hier das Epithel das Aussehen eines einschichtigen Cylinderepithels annimmt (Fig. 2).

Diese Zellen sind wahre Ersatzzellen. Denn erstens findet man einen Stufengang von Uebergangsformen zwischen ihnen und den an der Oberfläche gelegenen Cylinderzellen, und zweitens trifft man unter ihnen nicht wenige an, deren Kern sich in Mitose befindet (Fig. 3). Obgleich es sich um verhältnissmässig kleine Elemente handelt, zeigt der Kern doch deutlich die Fadenstructur, und auch die achromatische Spindel ist sehr gut zu erkennen (Fig. 3 B).

Besser als bei den anderen vorher beschriebenen Thierarten, lässt sich bei der Eidechse erkennen, dass die Mitosen des Epithels zu Gruppen angeordnet sind; man kann lange Strecken der Epithelschicht durchsuchen, ohne welche zu finden, während man an anderen Stellen (wie in Fig. 3 A dargestellt) deren vier oder fünf in ganz kleinem Raume antrifft.

An den Stellen, wo der mitotische Process stattfindet, ersteht als Folge davon eine Gruppe von Ersatzzellen, welche sich

sodann allmählich in oberflächliche Cylinderzellen umwandeln. Also auch die Ersatzzellen bilden keine fortlaufende und gleichmässige Schicht, und ihre Zusammenhäufungen sind nur transitorisch.

Die grosse Mehrzahl der Mitosen findet sich in der tiefen Schicht des Epithels. Doch ist zu bemerken, dass, wie beim Triton, so auch bei der Eidechse sich Mitosen auch zwischen den oberflächlichen Hälften der Cylinderzellen finden. Sie sind jedoch sehr selten (Fig. 4).

Zum Schlusse kommend, können wir sagen, dass bei der Eidechse, wie beim Triton, die Regeneration des Epithels durch Mitose erfolgt, und dass der kariokynetische Process hauptsächlich in Zellen statt hat, die in den tiefen Schichten des Epithels liegen. Zwischen Beiden ist jedoch dieser Unterschied, dass bei der Eidechse jene subepithelialen Sprossen fehlen, die beim Triton dagegen zu bedeutender Entwicklung gelangen.

Darm des Frosches.

Das Verhalten des Epithels beim Frosche ist fast das gleiche, wie bei der Eidechse[1]).

Auch beim Frosche hat die Schleimhaut keine Zotten, erhebt sich jedoch in viele Falten, die je nach dem Darmabschnitt, in dem sie gelegen sind, eine verschiedene andere Configuration haben. Im vorderen Abschnitt (welcher der längste ist, und welcher den grössten Durchmesser hat) bilden sie gleichsam zwei complicirte Systeme von halbmondförmigen Querfalten[2]); während sie im hinteren Abschnitt wellenförmig in der Längsrichtung verlaufen und sich mit den Schleimhautfalten der Cloake fortsetzen.

In der Darmschleimhaut des Frosches werden keine Schlauchdrüsen wahrgenommen.

Das Epithel wird von Protoplasmazellen gebildet, zwischen denen sich, ziemlich gleichmässig zerstreut, die Schleimzellen befinden.

---

1) Meine Untersuchungen machte ich hauptsächlich an Stücken, die in Alkohol oder vorher, zwei Tage lang in Pikrinsäure und dann (nach 24 Stunden langem Ausspülen mit Wasser) in Alkohol gehärtet worden waren.

2) Vergl. die betreffende Figur in Wiedersheim's Lehrb. der vergleichenden Anatomie, 1882, pag. 588.

Die ersteren (Fig. 5) erscheinen als schöne lange prismatische Zellen, mit ziemlich deutlichen Umrissen. Sie sind mit einem ovalen Kern versehen, der mit seiner Längsaxe parallel zur Längsaxe der Zelle liegt und sich in der tiefen Hälfte derselben befindet; doch liegt er nicht ganz an der Basis der Zelle, da zwischen ihm und dem tiefen Ende derselben gewöhnlich noch ein kleiner von Protoplasma eingenommener Raum ist. Das Protoplasma zeigt feine Längsstreifen.

An der freien Oberfläche der Zellen gewahrt man den gewöhnlichen gestreiften Saum, der sowohl auf dem den Kamm der Falten, als auf dem die Fornices bekleidenden Epithel vorhanden ist und überall fast das gleiche Aussehen und die gleiche Dicke bewahrt.

Die Schleimzellen sind, gleich den Protoplasmazellen, verhältnissmässig sehr lang, und dies ist hauptsächlich der Verlängerung jenes Abschnittes des Zellenkörpers zuzuschreiben, der die Theca vom Kern trennt (Fig. 5 a) und den wir Schaltstück nennen könnten. In jedem Element könnten wir also vier Theile unterscheiden und zwar, von der Tiefe nach der Oberfläche gehend: den basalen Theil, den Theil, der den Kern enthält, das Schaltstück und die Theca.

Der erste, gewöhnlich schmale Theil, und der zweite, in welchem der ovale Kern der Länge nach gelegen ist, bieten nichts Bemerkenswerthes dar. Im Schaltstück dagegen ist die Thatsache zu erwähnen, dass das Protoplasma immer mehrere Vacuolen enthält, und so durch diese zu einem dünnen Netzwerk reducirt wird, dessen Balken sich bei Behandlung mit Safranin (und nachfolgender Conservation in Zuckerlösung) intensiv roth färben, wie der übrige Theil des Zellenprotoplasmas. Was die Theca anbetrifft, so ist dieselbe verhältnissmässig klein und kurz, von ovaler oder eiähnlicher Gestalt, und ist mit Schleimkörnchen angefüllt, die das gewöhnliche Aussehen darbieten, wie wir es bereits bei den anderen Thieren kennen gelernt haben. Doch sind sie beim Frosche verhältnissmässig widerstandsfähig. In der That bemerkt man die granulöse Constitution des Schleimklümpchens noch in dem 24 Stunden lang (im Winter) im Körper des Thieres aufbewahrten unversehrten Darm sowohl, als auch in Darmstücken, die eben so lange Zeit in Schultze'schem Jodserum oder in zu

gleichen Theilen mit Wasser verdünnter Müller'scher Flüssigkeit aufbewahrt werden.

Die Schleimkörnchen färben sich (in Stücken, die in Pikrinsäure gehärtet worden) bei Behandlung mit concentrirter wässriger Safraninlösung gelb, und diese Färbung, die sie auf dem vom Protoplasma gegebenen rothen Boden sehr deutlich hervortreten lässt, bleibt erhalten, wenn man vorher ebenfalls mit Safranin gefärbte Zuckerlösung hinzufügt. Es ist dies also eine Färbung, die mir bei meinen Untersuchungen grosse Dienste leistete.

Zwischen den Epithelzellen des Froschdarmes sind, wie bereits bekannt, sehr zahlreiche Leukocyten gelagert, welche vorzugsweise (aber nicht ausschliesslich) zwischen den tiefen Enden der Epithelelemente liegen (Fig. 5 d). Von den Leukocyten haben einige ein feinkörniges Protoplasma, andere enthalten dagegen grosse Körnchen, die sich intensiv färben[1]).

Ausser den Leukocyten finden sich auch häufig Zellen, die (zum Unterschied von diesen) vorzugsweise zwischen den oberflächlichen Hälften der Epithelzellen liegen und sich dadurch auszeichnen, dass sie grösser sind (mit einem Durchmesser von 20—30 μ), einen gewöhnlich nach der Peripherie des Elements gedrängten Kern haben und gelb-grüne Körnchen enthalten. Die Natur dieser Zellen, deren Existenz schon seit langer Zeit bekannt ist (neuerdings wurden sie auch von Heidenhain und Nicolas beschrieben), ist noch nicht genau bestimmt.

Wenn wir nun, nachdem uns die die Epithelschicht bildenden Elemente bekannt sind, dazu schreiten, die Regeneration ihrer beiden Hauptbestandtheile (Protoplasma- und Schleimzellen) zu studiren, finden wir, dass dieselbe an die gleichen Vorgänge gebunden ist, die wir beim Triton und bei der Eidechse kennen gelernt haben.

Die Protoplasmazellen vervielfältigen sich durch Mitose, und der Sitz der Mitosen ist ein zweifacher. Denn wir finden Zellen mit solcher Theilungsform sowohl in dem oberflächlichen Theil des Epithels, d. h. oberhalb der Ebene, die den in Ruhe befindlichen Epithelkernen entspricht, als auch in dem tiefen Theil, fast in Berührung mit der Schleimhaut. In der Tiefe gelegene Mitosen zählte ich zwei oder drei in jedem Querschnitt des

1) Dieselben Leukocytenarten trifft man auch im Bindegewebe der Schleimhaut an.

Darms: die oberflächlichen schienen mir etwas häufiger. Diese Zahlen können jedoch keinen grossen Werth haben, denn sie wurden (obwohl bei reichlich gefütterten Thieren) im Winter erhalten, d. h. unter Bedingungen, die verschieden sind von jenen, in denen das Epithel sich bei lebhaft functionirendem Darm in der schönen Jahreszeit befindet.

Die Vervielfältigung dieser Zellen veranlasst die Erzeugung junger Ersatzzellen. Diese sind jedoch spärlicher als bei der Eidechse, und natürlich viel spärlicher als beim Triton. In der That sieht man sie hier und dort zwischen den Protoplasmazellen zerstreut liegen, sowohl im Epithel der Fornices (Fig. 5 c) als in dem der Kämme. Nie bilden sie eine fortlaufende Schicht, und viel weniger noch Subepithelialsprossen. Das Epithel des Frosches nähert sich also mehr als das der Eidechse und des Tritons dem Typus des einfachen, einschichtigen Cylinderepithels.

Was die Schleimzellen anbetrifft, ist es mir gelungen, zu erkennen, dass auch beim Frosche, wie beim Triton, deren junge Formen in der Tiefe der Epithelschicht liegen und dass sie erst in einem weiter vorgeschrittenen Stadium ihres Daseins mit ihrem schleimabsondernden Ende an die Oberfläche des Epithels gelangen. In Fig. 5 b habe ich eine dieser jungen Schleimzellen abgezeichnet; man sieht, dass sie zwischen den tiefen Hälften der Protoplasmazellen eingeschlossen ist und dass fast ihr ganzer Körper von einem Haufen Schleimkörnchen gebildet wird. Diese letzteren bieten, gleich den Schleimkörnchen der ausgewachsenen Zellen, denen sie in Form und Grösse gleichen, die charakteristische Reaktion dar, dass sie sich mit Safranin gelb färben.

Diese jungen Schleimzellen finden sich vorzugsweise in dem die Fornices bekleidenden Epithel. In jedem Darmschnitt (vom hintern Abschnitt) fand ich deren ein Paar. Doch muss ich bemerken, dass es sich auch hier um Frösche handelt, die im Winter untersucht wurden, d. h. in einer Jahreszeit, in welcher die Regeneration des Epithels eine minimale sein muss.

Also auch beim Frosche bestätigt es sich, dass die becherförmigen Zellen nicht das Produkt einer Umwandlung, einer Degeneration der gewöhnlichen Epithelzellen sind, wie Paneth und Andere meinen. Ihre jungen Formen zeichnen sich dadurch aus, dass sie schon einen specifischen Inhalt haben.

Schleimabsonderndes Epithel des Magens vom Hunde.

Bei Besprechung der Struktur der Rectumdrüsen des Hundes hob ich hervor, dass dieselben sich ganz besonders dazu eignen, um die Entwicklung der Schleimzellen zu studiren und den Nachweis zu führen, dass diese letzteren von Beginn ihres Daseins an deutlich gekennzeichnete Elemente sind, da sie Schleim enthalten und so specifisch differenzirt sein können, wenn sie noch dabei sind, sich durch Karyokinese zu vermehren.

Um diese Thatsache noch besser zu erhärten, beschloss ich, Untersuchungen an der Magenschleimhaut desselben Thieres vorzunehmen, wo die Bedingungen für das Studium noch günstiger sein mussten als beim Rectum. In der That hat man beim Magen (freie Oberfläche der Schleimhaut und Magengrübchen) ausser einer lebhaften Regeneration des Bekleidungsepithels auch den Vortheil, dass das Epithel selbst aus lauter Schleimzellen besteht, weshalb zu erwarten war, dass die Schleimzellen-Mitosen sich hier in grosser Zahl befänden.

Ich fing mit meinen Untersuchungen beim Pylorustheil an, wo die Magengrübchen tiefer sind und das schleimabsondernde Epithel deshalb mehr entwickelt ist; es schien mir deshalb, dass es hier leichter sein müsse, die Entwicklung seiner Elemente zu verfolgen. Aber in der Pylorusgegend erhält man mit Safranin und Hämatoxylin nicht jene brillanten Färbungen, die nothwendig sind, um die kleinsten in den Zellenelementen enthaltenen Schleimhäufchen mit Sicherheit zu erkennen. Ich musste mich also zum Magenfundus wenden, und hier erhielt ich Resultate, die mich völlig befriedigten.

Bekanntlich münden die Drüsen des Magenfundus nicht direkt auf die Oberfläche der Schleimhaut; sie verjüngen sich etwas in der Nähe ihrer Mündung (so den Heidenhain'schen Drüsenhals bildend) und entleeren ihr Sekret in jene Einsenkungen der Schleimhaut, die man Magengrübchen nennt.

Es scheint mir nun, dass die Beziehung zwischen Drüsenhals und Magengrübchen von den Forschern nicht genau beschrieben und gezeichnet worden sei; worüber wir uns nicht wundern dürfen, da in diesem Theile der Schleimhaut die Drüsenschläuche sehr zahlreich und gewunden sind, sodass es schwer fällt, sie auf den mikroskopischen Schnitten auf eine gewisse Strecke ihres

Verlaufs genau zu verfolgen. — Gewöhnlich nimmt man an, dass die Drüsenhälse einzeln am Grund des Grübchens ausmünden. Bei meinen Präparaten habe ich dagegen häufig beobachtet (Taf. VII, Fig. 7), dass in verschiedener, gewöhnlich aber in kurzer Entfernung vom Grübchen (Fig. 7, I), die Hälse zweier nahe beieinander liegenden Drüsen (Fig. 7, III) sich zu einem einzigen (Fig. 7, II) und etwas grösseren Gang verschmelzen, der dann wirklich am Grund des Grübchens ausmündet.

Diese kurzen Gänge setzen also die Drüsen mit dem Grübchen in Verbindung, und deshalb nenne ich sie Sammelgänge. Da wir am Grunde eines jeden Grübchens die Mündungen von drei oder vier Sammelgängen finden, und da ein jeder von diesen, wie schon gesagt, in kurzer Entfernung von der Mündung sich gabelförmig theilt und in zwei Magendrüsen ausläuft, so folgt daraus, dass mit jedem Grübchen 6—8 Drüsen in Verbindung stehen, wovon wir uns überzeugen können sowohl wenn wir Vertikalschnitte daraufhin untersuchen, als auch, wenn wir in Serien angefertigte Horizontalschnitte der Schleimhaut mit einander vergleichen. Ich lasse hier jene anderen Bifurcationen der Drüsen ausser Betracht, die man zuweilen in tieferen Theilen der Schleimhaut beobachtet.

Was das Epithel anbelangt, das diese verschiedenen Theile bekleidet, so kann man, von der Tiefe nach der Oberfläche gehend, mit Heidenhain unterscheiden: 1. das Drüsenepithel, 2. das Epithel des Drüsenhalses, das, auf das vorher genannte folgend, wirklich fast den ganzen Hals einnimmt, 3. das Cylinderepithel, das den übrigen Theil des Halses einnimmt und bis nach oben geht, wo es die freie Oberfläche der Schleimhaut bekleidet. Die Grenzen zwischen der einen Epithelart und der andern sind nicht constant. Dies gilt besonders für das Cylinderepithel, das, wie schon Heidenhain bemerkt hatte (l. c. pag. 371), bald mehr, bald weniger tief in die Drüsenhälse vorrückt.

Drüsenepithel. Es besteht aus den beiden Zellenarten, die durch die Untersuchungen Heidenhain's und Rollet's bekannt geworden sind, nämlich aus den Haupt- oder adelomorphen Zellen und aus den Beleg- oder delomorphen Zellen. Ich halte mich nicht dabei auf, sie zu beschreiben, da

ich dem, was die beiden oben genannten und die anderen neueren Forscher über sie gesagt haben, nichts hinzuzufügen habe.

Epithel des Drüsenhalses. Die Form dieses Epithels dagegen war Gegenstand der Controverse; denn Rollet beschrieb es als nur aus sehr zahlreich gewordenen und also dicht beieinander gelegenen Belegzellen bestehend, während Heidenhain zwischen diesen auch Hauptzellen liegen fand. Die Beobachtung Heidenhain's wurde später von anderen Forschern bestätigt, so von Jukes und besonders von Stöhr. Die Beschreibung, die Letzterer davon giebt, scheint mir jedoch nicht so genau als die, welche Heidenhain 12 Jahre vorher gegeben hatte. Denn Stöhr behauptet (Archiv für mikrosk. Anatomie, vol. 20), dass im Drüsenhals die Hauptzellen nicht selten den Belegzellen sehr ähnlich sind und sich von ihnen nur durch das dunklere Aussehen dieser letzteren unterscheiden (l. c. pag. 226); während Heidenhain schreibt, dass auf guten Querschnitten die Hauptzellen „als sehr kleine kegelförmige Zellen erscheinen, mit der breiten Basis der Wand aufsitzend, mit der Spitze das Drüsen-Lumen erreichend. Sie besitzen einen granulirten, mitunter leicht gefärbten Inhalt, und einen der Basis nahe gerückten, schwach tingirten Kern".

Nach meinen Beobachtungen stehen die Dinge wie folgt: Das Epithel des Drüsenhalses enthält in der That, ausser den Belegzellen, auch Hauptzellen, welche, von den ersteren (die im Drüsenhals so zahlreich vorhanden sind) zusammengedrückt, sehr verschiedene Formen darbieten, sodass sie bald, wie Heidenhain sie beschrieb, die Form einer mit der Basis nach der Peripherie gerichteten Pyramide haben, bald hinwiederum die Form einer mit der Basis nach dem Innern gerichteten Pyramide, bald die Cylinderform u. s. w. Doch bieten sie (Taf. VII, Fig. 8 b) mit den entsprechenden Hauptzellen des Drüsenkörpers (Fig. 8 a) verglichen, bedeutende Unterschiede dar: 1. in der Grösse, denn sie sind etwas kleiner, 2. bezüglich des Protoplasmas, denn in den Zellen des Drüsenkörpers (sowohl bei den in Alkohol gehärteten und mit Safranin, Methylenblau (Fig. 8) oder Hämatoxylin gefärbten, als bei den in Hermann'scher Flüssigkeit gehärteten und dann mit Safranin gefärbten Präparaten) erscheint das Protoplasma unter der Form einer von einem Netzwerk mit ziemlich dicken und intensiv gefärbten Balken durchsetzten, hellen, homo-

genen Substanz, während in den entsprechenden Zellen des Drüsenhalses die Balken immer dünner und weniger färbbar werden; 3. bezüglich des Kerns, der in den Zellen der Drüsen rundlich und meistens etwas entfernt von der Basis der Zellen gelegen ist, während er in den Zellen des Drüsenhalses flach gegen die Zellenbasis gedrückt ist und so die Form einer Unterschale annimmt.

Diese Modifikationen, die bei den Hauptzellen beim Uebergang vom Drüsenkörper zum Drüsenhals angetroffen werden (Fig. 8) finden stufenweise statt. Davon kann man sich überzeugen, wenn man zur Untersuchung Drüsen wählt, deren Hals arm an Belegzellen ist; denn im entgegengesetzten Falle unterbrechen diese letzteren mit ihrem dicken und granulösen Körper alle Augenblicke die Reihe der Hauptzellen, verbergen sie zum Theil dem Auge und erschweren die Erforschung ihrer Merkmale.

Kurz zusammengefasst unterscheidet sich das Epithel des Drüsenhalses von dem des Drüsenkörpers: 1. weil die Belegzellen in demselben zahlreicher sind, 2. weil die Hauptzellen in demselben stufenweise kleiner werden, ein helleres Protoplasma zeigen, und deren Kern immer stärker gegen die Zellenbasis gedrückt ist.

Cylinderepithel. Bezüglich des Cylinderepithels ist vor allem an eine zuerst von Heidenhain aufgedeckte Eigenthümlichkeit zu erinnern, die darin besteht, dass in der mit Cylinderepithel ausgekleideten Zone sich noch ab und zu Belegzellen finden (Fig. 6c, d, e), die so bis in das Epithel der freien Schleimhautoberfläche gelangen. Ihre Zahl schwankt von einem Thier zum andern bedeutend und nimmt von der Tiefe gegen die Schleimhautoberfläche allmählich ab.

Wie bereits von den Forschern, die sich mit diesem Gegenstand beschäftigten, bemerkt wurde, haben die Cylinderzellen nicht alle das gleiche Aussehen, sie modificiren sich, von der Tiefe (d. h. von dort wo sie mit dem Epithel des Drüsenhalses zusammengrenzen) gegen die Magengrübchen gehend, bedeutend. In den Drüsenhälsen (Fig. 7a), in den Sammelgängen (Fig. 6c) fangen sie als kurze, granulöses Protoplasma aufweisende Zellen an. Gegen die Oberfläche der Schleimhaut werden sie länger (Fig. 6d), und der innere Theil des Zellenkörpers nimmt ein homogenes Aussehen an. Diese Unterschiede weisen auf eine

Entwicklung der Zellenelemente hin, die mit deren Funktion der Schleimabsonderung in Verbindung steht.

Dies lässt sich ganz deutlich in Stücken feststellen, die in Hermann'scher Flüssigkeit gehärtet worden sind und in denen der Schleim intensiv mit Hämatoxylin gefärbt ist (Fig. 6). In solchen Stücken konnte ich mit Sicherheit erkennen, dass die die Sammelgänge auskleidenden Cylinderzellen, und auch die weiter unten, in unmittelbarer Nähe der Hauptzellen der Drüsenhälse gelegenen, nicht einen gänzlich protoplasmatisch beschaffenen Körper haben, wie Einige wollen, z. B. Trinkler[1]; denn an ihrem freien Ende enthalten sie schon ein ganz kleines Schleimklümpchen (Fig. 6c).

Je näher sie den Grübchen kommen, desto mehr nimmt die Schleimmenge zu, bis das Schleimklümpchen in den Grübchen selbst (Fig. 6d) die Hälfte, oder mehr als die Hälfte, des Zellenkörpers einnimmt; und in dieser Weise bleibt es ununterbrochen in allen Zellen der freien Schleimhautoberfläche.

Was ihren Kern anbetrifft, so kann man sich von der Richtigkeit der Behauptung Moschner's (Inaugural-Dissertation, Breslau 1885, pag. 17), dass derselbe eine ovale Form hat und mit seiner Längsachse parallel zur Längsachse der Zelle und in einer gewissen Entfernung von der Basis derselben gelagert ist, leicht überzeugen.

Gehen wir nun zu den Mitosen über.

Die Mitosen sind beim erwachsenen Thiere äusserst selten im Drüsenepithel[2]. Sie sind ebenfalls sehr selten im Epithel des Drüsenhalses; die in Fig. 6b gezeichnete wurde in jenem Theile des Drüsenhalses angetroffen, der unmittelbar dem Cylinderepithel angrenzte.

Dagegen sind zwischen den Cylinderzellen der Drüsenhälse und der Sammelgänge die Mitosen sehr häufig. Ebenso sind sie sehr häufig im Epithel des tiefen Theils der Grübchen; nicht selten hat man Querschnitte von Grübchen vor sich die, in dieser Region, je 3—4 und mehr Mitosen enthalten, auch wenn die Schnitte nur 5—10 μ Dicke haben. Weiter nach oben gehend

1) Trinkler, Archiv f. mikr. Anatomie, XXIV, pag. 200.
2) Bizzozero e Vassale, Virchow's Archiv, vol. 110, pag. 165.

nehmen die Mitosen schnell an Zahl ab; im mittleren Drittel der Grübchen sind sie selten, im obern Drittel fehlen sie ganz.

Was die Natur der Mitosen anbetrifft, so schienen mir die zwischen den Hauptzellen des Drüsenhalses sich befindenden (Fig. 6b) immer von rein protoplasmatischer Beschaffenheit. Die Rindensubstanz der Zelle erscheint feinkörnig; der centrale Theil ist hell, homogen, und nur von einigen granulösen Fäden durchzogen. Dagegen bemerkt man in dem den obern Theil der Drüsenhälse und die Sammelgänge auskleidenden Cylinderepithel zwischen den protoplasmatischen Mitosen nicht wenige andere, die ein kleines Klümpchen Schleimsubstanz enthalten. Dies lässt sich ganz deutlich in den in Hermann'scher Flüssigkeit gehärteten und mit Safranin und Hämatoxylin gefärbten Präparaten erkennen (Fig. 6c); das, immer im oberflächlichen Theil der Zelle gelegene Schleimklümpchen erscheint violett gefärbt, neben dem intensiv roth gefärbten in Mitosis befindlichen Kern.

Im Boden der Grübchen sodann überwiegen die Schleimsubstanz enthaltenden Mitosen an Zahl die protoplasmatischen; zuweilen sah ich unter ihnen einige, die zwei Schleimklümpchen enthielten, eines oberhalb, das andere unterhalb des Kerns (Fig. 6e).

Ich brauche nicht hinzuzufügen, dass die Schleimzellen-Mitosen in allen ihren verschiedenen Stadien repräsentirt sind, wenn auch die im Aequatorialplatten-Stadium vorherrschen. Sie können verfolgt werden bis zur Theilung der Zelle, mit Erzeugung zweier Zwillingszellen, die an jene der Rectumdrüsen desselben Thieres erinnern.

Im allgemeinen habe ich zwischen den Schleimzellen-Mitosen der Rectumdrüsen und den der Grübchen des Magenfundus vom Hunde den Unterschied wahrgenommen, dass die ersteren reicher an Schleimsubstanz sind als die letzteren; bei den ersteren nimmt der Schleim fast die ganze Zelle ein, während er bei den letzteren auf ein, oder höchstens auf zwei Klümpchen an den entgegengesetzten Polen des sich theilenden Kerns beschränkt bleibt.

Aus den oben beschriebenen Thatsachen lässt sich nur diese eine Schlussfolgerung ziehen: dass nämlich das die Magenoberfläche auskleidende schleimabsondernde Epithel seinen Ursprung nimmt von dem Epithel, das sich in dem tiefen Theil der Grüb-

chen befindet und von hier sich in die Magendrüsenhälse senkt. Denn 1. finden wir, von der Tiefe nach der Oberfläche gehend, eine progressive Entwicklung der schleimabsondernden Cylinderzellen; 2. kommen nur in der Tiefe in Mitosis befindliche Zellen vor, und ausserdem erweisen sich diese Mitosen, da sie schon Schleim enthalten, als wirklich zur Klasse der schleimbereitenden Elemente gehörend. Sie sind übrigens so zahlreich, dass sie allein schon genügen, um die so lebhafte Regeneration des Magenschleimhautepithels zu erklären.

Stehen die protoplasmatischen Mitosen des Drüsenhalses vielleicht auch in irgendwelcher Beziehung zu einer Regeneration der specifischen Elemente der Magendrüsen? — Diese Frage wurde schon von andern Forschern gestellt und neuerdings zeigte sich Salvioli[1]) geneigt, sie zu bejahen.

In der Arbeit, die ich mit Vassale gemacht, haben wir bemerkt, dass sich in dem specifischen Epithel der Drüsen des Magenfundus verschiedener Thiere wohl Mitosen finden, aber in ausserordentlich geringer Zahl. Da wir jedoch nichts Genaues wissen über den Grad der Stabilität (d. h. über die Lebensdauer) der specifischen Epithelelemente, so können wir nicht sagen, ob die Zahl der von diesen Mitosen hervorgebrachten Elemente genügt, um die Elemente zu ersetzen, die, wie Einige annehmen, allmählich zu Grunde gehen.

Ich habe keine speciellen Studien zur Lösung dieser Frage gemacht. Doch muss ich eine Thatsache anführen, die mir zu Gunsten der Hypothese Salvioli's zu sprechen scheint oder ihr doch wenigstens nicht entgegen ist, die Thatsache nämlich, dass im Drüsenhals keine markirte Grenze vorhanden ist, die das Epithel des Drüsenhalses von dem schleimabsondernden Cylinderepithel trennt. Zwischen den Hauptzellen des ersteren (Fig. 7c) und den Cylinderzellen des letzteren (Fig. 7a) sind Zwischenformen vorhanden, Zellen nämlich, in denen der Kern nicht mehr flach ist, sondern eine rundliche Form annimmt und dann oval wird; während die betreffenden, nicht mehr zwischen den (nunmehr sehr selten gewordenen) Belegzellen sich befindenden Zellen eine regelrecht cylindrische Form annehmen und ein feinkörniges Protoplasma bekommen.

1) Salvioli, Krause's Journal, 1890, Bd. VII, Heft 10.

Diese Zellen sind es, auf welche weiter oben Elemente folgen, die das gleiche Aussehen haben, aber die sich, durch das kleine Schleimklümpchen, das sie an ihrem freien Ende zeigen, als schon zum schleimabsondernden Epithel gehörend erweisen.

Auf diese Weise käme man zu der Anschauung, dass die Mitosen, die sich an den Drüsenmündungen des Magenfundus befinden, eine zweifache Bestimmung haben: einige rücken nach der Oberfläche der Schleimhaut und dienen zur Regeneration des schleimabsondernden Epithels, andere hingegen rücken nach der Tiefe und dienen zur Regeneration des specifischen Epithels. Aber während ihre Umwandlung in schleimbereitende Elemente, nach meinen Untersuchungen, als ausgemacht anzusehen ist, kann man doch nicht das Gleiche sagen von ihrer Umbildung in specifische Drüsenelemente.

Um dahin zu gelangen, müsste einerseits nachgewiesen werden, dass diese letzteren normaler Weise zu Grunde gehen und sich regeneriren, und andererseits müsste irgend ein specifisches Merkmal des Protoplasmas aufgefunden werden, dass sowohl den Mitosen eigen wäre als auch jenen specifischen Elementen, in welche diese sich, wie Einige annehmen, umbilden, sodass ihre verwandtschaftlichen Beziehungen nicht mehr bezweifelt werden könnten.

Darm der Larve von Petromyzon Planeri.

Dieser Darm bietet uns die Regeneration des Epithels in seiner einfachsten Form dar, denn es fehlen hier sowohl die schlauchförmigen Drüsen als auch die subepithelialen Sprossen und die jungen Ersatzzellen in der Tiefe. Die Bildung neuer Zellen vollzieht sich aus den schon specifisch differenzirten Zellen, die einschichtig den Darm auskleiden[1]).

Der Darm ist geradlinig und wird leicht isolirt, nachdem man das Thier der ventralen Medianlinie entlang gespalten. Da man, um die Karyokinesen in ihrer normalen Zahl zu erhalten, gut genährte Thiere wählen muss, und die Nahrung derselben hauptsächlich aus Diatomeen besteht, die mit ihrer Kieselschale

1) Zu meiner Untersuchung verwendete ich Larven von etwa 10—12 cm Länge. — Zur Fixirung und zur Härtung fand ich den Alkokol ausgezeichnet; zur Färbung bediente ich mich hauptsächlich des Hämatoxylins und des Eosins.

das Mikrotommesser ruiniren würden, so befreite ich den Darm, ehe ich ihn härtete, von seinem Inhalt, indem ich mittelst einer Spritze verdünnten Alkohol in sein Lumen injicirte; erst nachdem dies geschehen, brachte ich ihn in immer mehr concentrirten Alkohol und zuletzt in absoluten Alkohol.

Taf. VIII, Fig. 1 zeigt in ganz geringer Vergrösserung die bekannte Figur des Querschnitts vom Darm des Petromyzon. Man sieht, dass der Umriss des Darms von unregelmässig ovaler Gestalt ist, dass aber derselben nicht die Form seines Lumens entspricht. Denn durch die sogenannte „Spiralklappe", die in Folge einer bedeutenden Längserhebung der Darmwände entsteht, wird das Lumen des Darms erheblich verengert und in die Form eines Hufeisens gebracht.

Das den Darm auskleidende Epithel kann also als aus zwei Blättern bestehend betrachtet werden: einem äussern (e) concaven, das dem eigentlichen Darm aufliegt, und einem innern (f), convexen, das die Spiralklappe bekleidet. Die beiden Lamellen vereinigen sich an der Basis der Spiralklappe; an dieser Stelle also bildet das Epithel eine Curve, welcher wir den Namen Fornix (g) geben werden.

Der Darm hat dünne Wände. Ich habe mich nicht lange dabei aufgehalten, deren interessante Struktur zu studiren; doch konnte ich erkennen, dass es mehrere Lagen sind, die vom Lumen des Darms nach aussen gehend, so aufeinander folgen (Fig. 2): 1. Cylinderepithel, 2. eine fortlaufende, dünnste, feinfaserige Bindegewebsmembran (Fig. 2a), die ich Grenzmembran nennen möchte; sie lässt sich durch Maceration in verdünntem Alkohol leicht isoliren; 3. zwei dünne Lagen glatter Muskelfasern, von denen die inneren (b) die Längsrichtung haben, die äusseren (c) quer gerichtet sind; 4. eine dicke Schicht blutführenden, cavernösen Gewebes (d). Die äusseren Bluträume (d′) sind weiter als die inneren; diese letzteren stehen in direkter Verbindung mit zahlreichen kleinen, blutenthaltenden Lücken (d″), welche sich in der vorerwähnten Muskelschicht befinden und also ganz oberflächlich sind, und vom Cylinderepithel nur durch die Grenzmembran getrennt werden; 5. eine dünne Bindegewebsschicht (f), gebildet von feinen, stark gewellten, sich eng mit einander verflechtenden Bindegewebsbündeln; 6. das äussere Darmepithel (g), bestehend aus einer einzigen Lage nebeneinander liegender Zellen,

die oft eine elegante Spindelform darbieten, ähnlich derjenigen der glatten Muskelfaserzellen.

Was die sogenannte Spiralklappe (Fig. 1 b) anbetrifft, so kann dieselbe als eine durch Vermehrung des cavernösen Gewebes dicker gemachte, Verdoppelung der Darmwände betrachtet werden. Denn wir sehen, dass von der Adventitia der Arterie (Fig. 1 c), die, wie bekannt, der Klappenachse entlang läuft, Bindegewebsbalken abgehen, die, unter einander anastomosirend, zahlreiche blutführende Räume umgrenzen (d). Eben dieses cavernöse Gewebe bildet den Körper der Klappe. Seine Räume sind im allgemeinen sehr weit, mit Ausnahme jedoch der in der oberflächlichen Schicht des Klappenkörpers befindlichen, die verhältnissmässig sehr klein sind und bis unter das Cylinderepithel gelangen, von welchem sie, wie beim Darm, nur durch die Grenzmembran getrennt werden (Fig. 4 s).

Diese Balken enthalten im Bindegewebe, das deren Stroma bildet, histologische Elemente verschiedener Natur, die ihre Bedeutung modificiren. Denn die unter dem Cylinderepithel liegenden enthalten in verschiedener Richtung verlaufende, glatte Muskelfasern in grosser Zahl (Fig. 4 m); sie können deshalb als der schon bei den Darmhäuten angeführten Muskellage entsprechend betrachtet werden.

Alle anderen sich im übrigen Theil der Klappe verzweigenden Balken dagegen, und namentlich die in der basalen Hälfte derselben sich befindenden, sind mit Leukocyten infiltrirt. Unter diesen letzteren findet man beständig einige, welche die verschiedenen Formen der Mitosen darbieten. Dies gestattet uns den Schluss, dass dieses interlacunäre Gewebe der Spiralklappe ein Leukocyten-Bildungsherd sei.

Es wird nicht überflüssig sein zu bemerken, dass in der Dicke der Balken sich zuweilen auch grosse Nervenzellen finden.

Die Elemente des Epithels kann man leicht studiren, wenn man sie durch Einlegen auf ein paar Tage in verdünnten Alkokol isolirt. Sie erscheinen als Protoplasmazellen in der Form eines sehr langen Prismas, mit deutlichen seitlichen Umrissen, und unten in ein der Grenzmembran aufsitzendes abgestumpftes Ende auslaufend. Das freie Ende hat den gestrichelten Saum, welcher sein Aussehen bei den verschiedenen Zellen etwas modi-

ficirt. Bei einigen hat er die gleiche Figur wie bei den anderen vorher untersuchten Thieren, nur kommt noch dies dazu, dass hier die stäbchenartige Struktur sehr deutlich ist, indem die Stäbchen sich sehr gut von einander unterscheiden; bei anderen dagegen findet sich zwischen der Stäbchenschicht und der dieselbe tragenden Platte noch eine andere Schicht oder eine andere Platte eingeschaltet, die nach dem Lumen des Darms zu von einer leicht convexen Oberfläche begrenzt wird. Da es für meinen Zweck von keinem Interesse war, habe ich mich mit dieser Strukturbesonderheit nicht weiter beschäftigt, ebenso wie ich es unterliess, zu bestimmen, ob die Stäbchen zuweilen, wie von Vielen angenommen wird, contractil sind und die Bedeutung von Flimmerhaaren bekommen.

Der Kern liegt in der tiefen Hälfte der Zellen, jedoch in gewisser Entfernung von deren Basis; er ist oval, parallel zur Längsaxe der Zelle gelagert, und hat zwei bis drei grosse Kernkörperchen. In gut gefärbten und bei starker Vergrösserung untersuchten Präparaten erscheint sein Körper von einem dichten und feinen Netzwerk durchzogen, dessen Knotenpunkte wie ganz feine Körnchen aussehen.

Das Zellenprotoplasma erscheint wie von einem feinen Netzwerk durchzogen und enthält oft Fetttröpfchen. Auch finden sich häufig Einschlüsse in demselben (Taf. VIII, Fig. 3 v. v.), ähnlich jenen, die wir bereits bei den anderen Thieren kennen lernten; es sind Kügelchen von verschiedener Grösse, die bald ein granulöses, bald ein homogenes Aussehen haben und oft Körnchen von einer sich mit den Kernfärbemitteln stark durchtränkenden Substanz enthalten.

Wenn wir nun, nachdem wir die isolirten Elemente untersucht, die Elemente in ihrer Gesammtheit studiren, z. B. auf Querschnitten eines vorher in Alkohol gehärteten Darms, finden wir, dass zwischen den Epithelzellen bedeutende Unterschiede sind, je nach dem Platze, den sie im Darm einnehmen. Die hervortretendsten Unterschiede finden wir bei einem Vergleich der Zellen der Fornices (Fig. 4) mit den am weitesten von diesen entfernt, d. h. auf dem Kamme der Spiralklappe (Fig. 3) oder der dorsalen Mittellinie des Darms entlang gelegenen Zellen (der Kürze halber werden wir diese beiden Regionen, im Gegensatz

zu den Fornices, die sich an der Basis der Spiralklappe befinden, als antibasale bezeichnen).

Die Unterschiede (Fig. 3 und 4) bestehen: 1. in der Form, denn die Zellen der Fornices sind lang und sehr schmal, während die Zellen der antibasalen Regionen kürzer und breiter sind; 2. in der Form der Kerne, die in den Fornices ebenfalls länger und schmäler sind; 3. in der Anordnung der Kerne, denn in den Fornices machen die Kerne, so schmal sie auch sind, an der Stelle, wo sie ihren Sitz haben, die Zellen etwas dicker. Damit nun die Zellen, wie in jedem Epithel, nebeneinander liegen können, ist es nothwendig, dass die Kerne benachbarter Zellen in verschiedener Höhe im Zellenkörper liegen; demzufolge sind in den Fornices die Kerne in verschiedenen Ebenen gelagert und seitlich gegeneinander gedrängt. In den antibasalen Regionen dagegen sind die Kerne bestrebt, sich alle auf gleicher Höhe zu lagern und liegen in einer gewissen Entfernung von einander; 4. in der Zahl der vom Zellenprotoplasma dargebotenen Einschlüsse, welche in den Fornices weniger zahlreich zu sein pflegen als in den antibasalen Regionen; 5. in der Zahl der in der Epithelschicht wandernden Leukocyten. Im ganzen den Darm bekleidenden Epithel finden sich Leukocyten zerstreut, die fast ausschliesslich in der tiefen Hälfte der Zellen liegen, d. h. zwischen der Basis und dem Kern; sehr selten werden sie in der oberflächlichen Hälfte angetroffen. — Nun wohl, diese Leukocyten sind ziemlich spärlich im Epithel der Fornices (Fig. 4 l), während man in den antibasalen Regionen nicht selten Strecken zu Gesicht bekommt, wo fast auf jede Epithelzelle ein Leukocyt kommt (Fig. 3).

Wie lassen sich diese Unterschiede erklären? Ich glaube, dass sie mit dem verschiedenen Alter der Epithelzellen in Beziehung stehen. Denn nur im Epithel der Fornices treffen wir Elemente an, die sich durch Mitose vervielfältigen; und solche Elemente finden sich dort beständig und werden mit Leichtigkeit wahrgenommen.

Ich beschreibe hier in aller Kürze die kariokynetischen Figuren, die am häufigsten im Epithel des Petromyzon vorkommen und am deutlichsten hervortreten, und bemerke noch, dass meine Präparate in Alkokol fixirt und gehärtet und besonders mit Hämatoxylin oder vorher mit Safranin und dann mit Hämatoxylin gefärbt wurden.

In einem ersten Stadium rückt der Kern nach dem freien Ende der Zelle (Fig. 4c), derart, dass er mit seinem unteren Ende oberhalb des Niveaus des oberen Endes der in Ruhe befindlichen Kerne liegt. Er nimmt in allen seinen Durchmessern etwas zu; die Kernkörperchen bleiben noch eine Zeit lang erhalten, dann verschwinden sie. Das Chromatin des Kerns erscheint nie fadenförmig; es zeigt sich in Form von Stäbchen, die so kurz sind, dass sie fast wie Körnchen aussehen, jedoch bedeutend dicker sind als die Körnchen der in Ruhe befindlichen Kerne, und auch viel intensiver gefärbt.

In einem weitern Stadium verschwindet die Membran und die chromatischen Segmente gruppiren sich, um die Aequatorialplatte zu bilden (Fig. 5a), die meistens parallel zur Längsaxe der Zelle liegt, zuweilen aber auch senkrecht zu dieser. In diesem Stadium hat die Form der Zelle eine bedeutende Modification erfahren; sie ist kürzer und dicker geworden, oval oder keulenförmig, ihr unteres Ende hat sich also von der unteren Grenze der Epithelschicht bedeutend entfernt, während das obere Ende, mit dem gestrichelten Saum versehen, noch an seinem Platze bleibt. Nunmehr ist sie 28—32 μ lang, während die sie umgebenden in Ruhe befindlichen Zellen eine Länge von 70—80 μ haben.

In einem noch weiter vorgeschrittenen Stadium spalten sich die chromatischen Segmente in die zwei Tochterkerne (Fig. 5b), und am untern Ende der Zelle erscheint eine Einbiegung im Protoplasma (Fig. 5c), die auf eine Trennung hindeutet. — Diese Trennung schreitet immer weiter fort, bis zuletzt zwei kleine gepaarte Zellen vorhanden sind, die, allmählich an Länge zunehmend, in der Form und in den Dimensionen den sie umgebenden ausgewachsenen Zellen ähnlich werden.

Die in Mitosis befindlichen Zellen liegen also in der Regel im oberflächlichen Theil der Epithelschicht. In meinen vielen Präparaten habe ich nur einmal eine Mitose im tiefen Theil der Epithelschicht, fast in Berührung mit der Grenzmembran, gesehen; doch bin ich nicht sicher, ob sie dem Epithel angehörte; der geringeren Dicke des Zellenkörpers und der grösseren Dicke der chromatischen Elemente wegen wäre ich fast geneigt, sie für eine Leukocytenmitose zu halten.

Die Epithelmitosen der Fornices sind ziemlich zahlreich. Auf einem Schnitt von 5 μ Dicke bietet jeder Fornix 4—6 und

auch mehr Mitosen dar. Dieselben finden sich in der Krümmung des Fornix und verbreiten sich im Epithel des untern Drittels der Spiralklappe und im entsprechenden Abschnitt des Darmepithels.

Mir scheint, dass diese thätige Zellenerzeugung allein schon genügt, um die nicht geringen Unterschiede zwischen den Zellen der Fornices und den Zellen der anderen Darmabschnitte zu erklären.

Denn in den Fornices drücken sich die Zellen, indem sie beständig an Zahl zunehmen, gegenseitig an den Seiten und werden, gleich ihren Kernen, lang und schmal; ausserdem rechtfertigt die sich immer erneuernde Jugend der Elemente die spärlichen Einschlüsse, die in ihrem Protoplasma vorhanden, sowie die geringere Zahl der sich zwischen ihnen befindenden Leukocyten.

Aelter werdend, rücken die Epithelzellen nach und nach weiter, so dass die ältesten, wenn sie nicht während der Verrückung sich abschuppen, sich zuletzt auf dem Gipfel der Spiralklappe oder auf der dorsalen Mittellinie des Darms befinden.

Also auch bei der Petromyzon-Larve leben und vergehen die Elemente nicht dort, wo sie ursprünglich entstanden. Auch finden wir bei derselben einen besondern Zellenregenerationsherd, der seinen Sitz in den Fornices hat; demzufolge können die Elemente dieser letzteren, die besonders für die Regeneration thätig sind, nicht als gänzlich gleichbedeutend mit den Elementen des Darms betrachtet werden, die besonders für die Funktion thätig sind.

Mitteldarm einiger Insekten.

Hydrophilus piceus.

Nachdem ich die bei den Wirbelthieren erhaltenen Resultate mitgetheilt, möchte ich jetzt über einige Beobachtungen berichten, die ich bei einigen Insekten gemacht habe; denn die Art und Weise, wie sich bei diesen die Regeneration des Epithels vollzieht, bietet, bei den verschiedenen untersuchten Species, Unterschiede dar, die mit den bei den Wirbelthieren beobachteten grosse Aehnlichkeit haben. — Ich beginne mit Hydrophilus, da man bei keinem der von mir untersuchten Thiere die Abstammung des Darmepithels vom Epithel der schlauchförmigen Darmdrüsen besser als bei diesem nachweisen kann[1]).

1) Ein ganz kurzer Bericht über diese Untersuchungen wurde

Bei Hydrophilus bestehen die Wände des Mitteldarms (Taf. VIII, Fig. 6): 1. aus dem Bekleidungsepithel, 2. aus der Chitinmembran, 3. aus der Bindegewebsschicht, 4. aus den Muskellagen, 5. aus den sehr zahlreichen Drüsen[1]).

1. Epithel (Fig. 6). — Es besteht aus einer einzigen Zellenart, nämlich aus langen prismatischen Zellen mit deutlichem seitlichen Contour. Der Kern liegt gegen die Mitte des Zellenkörpers, ist unregelmässig oval und mit deutlichem Contour; er enthält bisweilen ein Paar Kernkörperchen, häufiger nur ein einziges, dickes Kernkörperchen mit unregelmässigem Contour, von welchem ein Netzwerk abgeht, das aus feinen Balken und weiten Maschen besteht und deshalb dem Kern ein helles Aussehen giebt. Das Protoplasma ist ebenfalls hell, infolge davon, dass eine Menge Vacuolen besteht, die ihm ein netzartiges Aussehen geben; das Netzwerk ist jedoch in der obern Hälfte der Zelle verhältnissmässig dichter und zeigt dickere Balken als in der tiefen Hälfte. Die Zellen haben, wie gewöhnlich, an ihrem freien Ende einen gestrichelten Saum, der eine ziemliche Dicke und ganz feine Streifen zeigt.

2. Chitinmembran. — Dieselbe liegt unter den Epithelzellen ausgebreitet, deren tiefes Ende ihr direkt aufsitzt. — Auf Vertikalschnitten der Darmwand erscheint sie in Form einer deutlich markirten Linie (Fig. 6b), die in Folge einer Menge Curven und Winkel, dadurch hervorgebracht, dass die Membran nicht eben, sondern gewöhnlich in feine Falten gelegt ist, sehr unregelmässig erscheint. Man kann sie leicht studiren, sowohl wenn man mittelst Zerzupfung der Darmwände Theile davon isolirt, als auch wenn man den in der Länge aufgespalteten Darm ohne Weiteres mit einer verdünnten Aetzkalilösung behandelt, die alle Darmbestandtheile ausser der Chitinmembran zum Verschwinden bringt (Taf. VIII, Fig. 9). Man sieht, dass sie dünn, hyalin, homogen

---

von mir schon in der Sitzung vom 26. Mai 1889 der R. Accademia delle scienze di Torino veröffentlicht.

1) Zur Untersuchung bediente ich mich vorzugsweise der Härtung mit Kleinenberg'scher Flüssigkeit und der Färbung mit Safranin, und besonders mit Hämatoxylin, und wenn nicht anders angegeben, beziehe ich mich auf diese Präparate. Ich verglich sie jedoch mit Präparaten, die mit Osmiumsäure, mit Flemming'scher Flüssigkeit oder mit Sublimat gehärtet waren.

ist, und bemerkt, dass sie ausser den obenerwähnten Faltungen zahlreiche Löcher darbietet, die fast alle von der gleichen Grösse und sehr regelmässig vertheilt sind (Fig. 9a). Man kann leicht erkennen, dass jedes Loch einer Drüsenmündung entspricht. Jedem Loch der Membran entspricht eine Art Zitze oder Trichter (Fig. 10), auf deren Gipfel sich eben die Oeffnung befindet; an den Trichterwänden ist die Membran in feine Falten gelegt, die sich etwa so ausnehmen, wie die Falten einer spanischen Halskrause (Fig. 9b u. 10).

3. Bindegewebsstroma (Fig. 6c). — Es wird von einer aus homogener Substanz bestehenden dünnen Schicht gebildet, die unter der Chitinmembran liegt, von welcher sie sich leicht ablösen lässt und von der sie sich nicht nur durch ein geringeres Refractionsvermögen unterscheidet, sondern auch dadurch, dass sie bei Behandlung mit Aetzkali leicht verschwindet. Die obere Fläche dieser Schicht erscheint, in gehärteten Stücken, mit einer Menge unregelmässiger Vorsprünge versehen, die den obenerwähnten Falten der Chitinmembran entsprechen. Die untere Fläche sendet Ausläufer ab, welche die Membrana propria der Drüsen ausmachen, und andere Ausläufer, die zwischen die darunter liegenden Muskelfasern dringen.

4. Muskeln. — In den Darmwänden gewahren wir gestreifte Muskelfasern, die, je nach der Richtung, in welcher sie verlaufen, sich in innere longitudinale, in quer verlaufende und in äussere longitudinale Fasern unterscheiden.

Die inneren Längsfasern unterscheiden sich ausser durch ihre Richtung auch durch ihre Form und Feinheit. Es sind längliche, dünne (4—6 μ dicke) Zellen, die einen dicken ovalen Kern haben und mit mehreren Ausläufern versehen sind; diese letzteren haben, wie der Zellenkörper, einen gegenüber dem Darm vorzugsweise longitudinalen Verlauf und werden immer dünner, je mehr sie sich von den Zellen, denen sie angehören, entfernen. Die Ausläufer benachbarter Zellen verschlingen sich miteinander. Sowohl die Zellen, als ihre Ausläufer, sind quergestreift. Sie liegen im tiefen Theil der obenbeschriebenen Bindegewebsschicht, so dass sie auf mit Carmin gefärbten Querschnitten des Darms als kleine circuläre Figuren von verschiedenem Durchmesser erscheinen, die in die Bindesubstanz getaucht sind und leicht mit Kernen verwechselt werden können (Fig. 6d).

Die quer verlaufenden oder circulären Fasern (Taf. VIII, Fig. 6 c) unterscheiden sich, je nach ihrem Durchmesser, in dünne und dicke. Die ersteren (mit einem Durchmesser von 5—8 μ) sind mehr nach innen gelegen und grenzen also an die obenbeschriebenen Längsfasern; die letzteren (mit einem Durchmesser von 10—12 μ) liegen gleich nach aussen von den dünnen, mit denen sie also eine einzige Schicht bilden. Sowohl diese, als die von den inneren Längsfasern gebildete Schicht, werden natürlich von den Drüsen, oder genauer gesagt, von den Drüsenmündungen durchsetzt; ihre Muskelfasern müssen also zum grossen Theil einen wellenförmigen Verlauf haben, da dieselben dort, wo sie auf einen Drüsenhals stossen, auszuweichen gezwungen sind.

Die äusseren Längsfasern (Fig. 6 f) stellen keine wirkliche Schicht dar. Sie bilden Bündel von 2—3 Fasern, die in ihrem Verlaufe bald gegen den Blindsack, bald gegen die Mitte, bald etwas gegen die Mündung der Drüsen gerichtet sind, an deren Membrana propria sie sich anheften. Sie liegen also ziemlich entfernt von den circulären Fasern. Die Bündel verflechten sich ab und zu untereinander und bilden so ein Netz mit sehr langen longitudinalen Maschen; in jeder von diesen befindet sich eine gleich lange Reihe Drüsen. Die einzelnen Muskelfasern sind oft etwas flachgedrückt, 12—20 μ dick, zuweilen gabelförmig getheilt, und zeigen auf Querschnitten ganz deutlich eine, die Kerne enthaltende, protoplasmatische Axe und eine aus contractiler Substanz bestehende Rinde.

5. Drüsen. — Sie sind sehr zahlreich (Fig. 8 c), so dass sie fast einander berühren, und mit grosser Regelmässigkeit angeordnet. Denn sie liegen in langen, gleichweit von einander abstehenden Längsreihen. Ferner, wenn man sich durch irgend eine Drüse einer Reihe eine zur Richtung der Reihen senkrechte Linie gezogen denkt, schneidet diese die beiden angrenzenden Reihen mitten im Zwischenraum zwischen zwei Drüsen derselben (Fig. 9 a).

Die Drüsen (Fig. 6) sind birnförmig länglich, das dem Blindsack entsprechende Ende ist das dickere. Mit ihrem obern, der Mündung entsprechenden Ende haften sie an der Darmwand; der untere Abschnitt ist frei, so dass die äussere Fläche des Darms, durch eine Linse gesehen, als aus feinen und regelmässig angeordneten Körnchen bestehend erscheint. Sie werden von

einer dünnen, hyalinen, sehr durchsichtigen Membrana propria begrenzt, die, wie ich sagte, ein Fortsatz der Bindegewebsschicht ist. Dieser liegen einige stark abgeplattete und in der Richtung der Längsachse der Drüsen lang gezogene, blasse Zellen auf, die vielleicht den Henle'schen Zellen der schlauchförmigen Magendarmdrüsen der Säugethiere entsprechen.

Den Inhalt der Drüsen bilden zum grossen Theil Epithelzellen, so dass das Lumen verhältnissmässig sehr klein ist und sich nicht über die oberen Drittel der Drüse hinaus erstreckt. — Die Epithelzellen variiren sehr, je nach dem Platze den sie einnehmen. Wir können hier drei Zonen unterscheiden:

Im Blindsack (1. Zone) sind die Zellen klein, von polyedrischer Gestalt (Fig. 6x); sie haben ein Protoplasma mit dichtem Netzwerk und enthalten kleine, rundliche oder ovale Kerne, die ihrerseits mit einem ziemlich dicken Kernkörperchen versehen sind, von welchem ein feines aus Chromatin bestehendes Netzwerk abgeht. — Zwischen diesen Zellen sieht man häufig Mitosen (2—4 auf jedem Drüsenschnitt von 5μ Dicke) in allen Stadien. Das Chromatin der Mitosen erscheint unter der Form ganz kleiner, sich intensiv färbender Körnchen oder Kurzstäbchen: die achromatische Spindel ist (obgleich es sich um sehr kleine Zellen handelt) immer deutlich zu erkennen.

In der 2. Zone (Fig. 6y) werden die Zellen platt, lang und sind strahlenförmig angeordnet, so dass sie mit ihrem äussern Ende der Membrana propria der Drüse anliegen, und mit dem innern Ende bis zur Mitte der Drüse reichen, wo sie mit den Zellen der entgegengesetzten Seite zusammenstossen. Ihre Kerne werden dicker, sind oval, und in kurzer Entfernung von der Membrana propria gelegen.

Die 3. Zone beginnt dort, wo das Drüsenlumen anfängt und reicht bis zur Mündung. Die Zellen liegen hier (Fig. 6z) in einer einzigen zwischen dem Lumen und der Membrana propria der Drüse ausgebreiteten Schicht. Sie sind dicker und kürzer geworden, ebenso haben auch der Kern und das Kernkörperchen an Dicke zugenommen. Das protoplasmatische Netzwerk zeigt breitere Maschen, in Folge dessen die Zellen heller erscheinen als die Zellen der beiden vorherbeschriebenen Zonen. Ausserdem bieten die Zellen an ihrer freien Oberfläche einen ge-

strichelten Saum dar, ähnlich dem des Darmepithels, nur etwas dünner.

In der Nähe der Drüsenmündung sind die Zellen gezwungen, ihre Form zu ändern, weil das Drüsenlumen sich erweitert und die Drüse im Gegentheil dünner wird. Sie werden sehr platt, krümmen sich und legen sich convergirend der Spitze des Chitinmembrantrichters an. — Die Membrana propria der Drüse macht diese Krümmung nicht mit; sie läuft in gerader Richtung weiter, durchsetzt die Muskelschicht und verschmelzt sich, an der Oberfläche der Bindegewebsschicht angelangt, mit dieser. In Folge dessen bleibt um den Trichter herum ein von drei Seiten begrenzter circulärer Raum (Fig. 6g), nämlich nach innen vom Trichter selbst, nach aussen von der Membrana propria der Drüse und unten von den Plattenzellen des Drüsenepithels begrenzt, ein Raum, der mit einer hellen, wenige Körnchen aufweisenden Flüssigkeit angefüllt ist[1]).

Was das das Drüsenlumen ausfüllende Sekret anbetrifft, so erscheint dasselbe in Stücken, die in Kleinenberg'scher Flüssigkeit gehärtet worden, homogen, stark lichtbrechend, von schleimigem oder colloidartigem Aussehen.

Lässt sich nach der hier gegebenen Beschreibung des Darms vom Hydrophilus ohne weiteres bestimmen, in welcher Weise die Regeneration des Darmepithels erfolgt? Nein, gewiss nicht, denn das Darmepithel zeigt nie in Mitosis begriffene Zellen. Allerdings finden sich zahlreiche Mitosen in den Drüsen, aber das Drüsenepithel ist durch den Chitinmembrantrichter gänzlich vom Epithel des Darms getrennt. Auf dem Gipfel des Trichters ist zwar ein Loch vorhanden, doch hat dieses viel kleinere Durchmesser als die um die Mündung herumliegenden Drüsenzellen; ausserdem erschienen mir diese Löcher der Chitinmembran (an der mittelst Maceration in verdünntem Alkohol isolirten und in einem etwas mit Eosin gefärbten Tropfen Wasser untersuchten Membran) gewöhnlich durch eine dünne Schicht feinkörniger Substanz geschlossen.

1) Diese Beziehungen zwischen den die Drüsenmündung bildenden Elementen sieht man gut in mit einer 1%igen Osmiumsäurelösung gehärteten Präparaten.

Noch ein anderer besonderer Umstand nimmt unsere Aufmerksamkeit in Anspruch. Das Drüsenlumen mündet in das Loch des Chitinmembrantrichters, aber auf der entgegengesetzten Seite fehlt ein das Bekleidungsepithel durchsetzender Ausführungsgang. Die Zellen desselben gehen als fortlaufende Schicht über die Trichter hinüber, wovon man sich, sowohl an Verticalschnitten des Darms (Fig. 6) als auch bei Untersuchung von durch Maceration isolirten Darmepithelfetzen, leicht überzeugen kann. Wozu dient das Sekret, wenn es sich nicht frei in den Darm ergiessen kann? Oder ergiesst es sich hier vielleicht, indem es sich durch Auseinanderdrängen der darüberliegenden Zellen des Bekleidungsepithels einen zeitweiligen Durchgang verschafft?

Wir finden eine Erklärung, wenn wir einer sehr eigenthümlichen Thatsache Rechnung tragen, die ich bei den Wasserkäfern wahrgenommen und über die ich, wie oben gesagt, schon in meiner Mittheilung vom Jahre 1889 berichtet habe. — Diese Thiere sondern von Zeit zu Zeit mehrere Centimeter lange, ziemlich elastische, weissliche, halbdurchsichtige Schnürchen aus dem After aus. Diese Schnürchen bestehen, von aussen nach innen gehend: 1. aus einer der Essigsäure widerstehenden, gallertartigen, schleimig aussehenden Schicht (Taf. VIII, Fig. 10y); 2. aus der Chitinmembran des Mitteldarms, leicht erkenntlich durch ihre Merkmale und besonders durch ihre Trichter und Löcher (Fig. 10x); dieselbe stellt noch eine Röhre dar, wie sie es im Darm that, so dass sie ein Lumen begrenzt, in dem sich 3. ein aus einer gallertartigen Masse bestehender Inhalt befindet, in welchem Körnchenhaufen von verschiedenem Aussehen und oft schwärzlicher Farbe zerstreut liegen, die offenbar Excremente sind. Keine Spur von Darmepithel.

Bisweilen sondert das Thier zwei oder drei solcher Schnürchen aus, von denen ein jedes einige Centimeter lang ist, andere male nur eines von 10–12 cm Länge und darüber, also von einer Länge, die der Länge des Mitteldarms vom Hydrophilus entspricht.

Es handelt sich also um die Aussonderung der ganzen Chitinmembran des Mitteldarms, die mit einer Sekretschicht belegt ist und Excremente enthält.

Es lag mir daran zu erfahren, wie häufig und mit welcher

Regelmässigkeit diese Aussonderung stattfindet. Zu diesem Behufe hielt ich im Mai und Juni 1889 einige Wasserkäfer isolirt (einen jeden in einem besondern mit Wasser gefüllten Behälter), nährte sie reichlich mit Fleisch und schrieb mir die Tage auf, an denen die Chitinmembran ausgesondert wurde; dies that ich bis zu dem Tage, an welchem ich sie tödtete, um den Darm zu untersuchen. Hier nachstehend die Resultate. Die einzelnen Thiere sind mit Buchstaben bezeichnet; die darauf folgenden Zahlen bezeichnen die Tage, von Anfang an bis zur Tödtung, an denen die Aussonderung stattfand.

A = 5, 12, 17, 20, 21, 23, 24, 26, 28, 32, 34, 36, 39, 40.
B = 12, 16, 17, 20, 22, 24, 27, 29, 36, 37, 42.
C = 12, 17, 20, 21, 24, 26, 29.
D = 13, 19, 21, 23, 24, 28, 31, 34, 38.
E = 10, 13, 18, 19, 20, 21.
F = 5, 6, 10, 12, 17, 20, 24, 28, 30, 33, 35.

Wie aus dieser Tabelle ersichtlich, sind in den einzelnen Fällen, obgleich im Durchschnitt alle drei Tage eine Aussonderung stattfindet, doch bedeutende Unterschiede vorhanden, denn bei einem und demselben Thiere können wir 6 oder 7 Tage und in der Folge nur 24 Stunden auseinanderliegende Aussonderungen beobachten. Wahrscheinlich steht diese Unregelmässigkeit mit der vom Thiere aufgenommenen Nahrungsmenge in Beziehung. Dies möchte ich annehmen angesichts der Thatsache, dass die Thiere, wie aus der Tabelle ersichtlich, erst 5 bis 13 Tage nach ihrer Isolirung und nachdem mit der Fütterung begonnen worden war, anfingen, die Chitinmembran auszusondern, während später, als das Experiment im Gang war und den Thieren die Nahrungsaufnahme anheimgestellt wurde, die Aussonderungen, im Durchschnitt, in viel kürzeren Intervallen stattfanden.

Weitere Experimente zur Lösung dieser Frage habe ich nicht vorgenommen, denn mir genügte es, festgestellt zu haben, dass diese Aussonderung der Chitinmembran beim Hydrophilus ein häufig stattfindender und normaler Vorgang ist. Ich habe denselben bei Thieren beobachtet, die ich monatelang im Laboratorium hielt und die sich immer der besten Gesundheit zu erfreuen schienen.

Mit der Chitinmembran muss sich nothwendigerweise auch das auf ihr liegende Darmepithel lostrennen. Es wäre nicht zu

verstehen, wie der Vorgang sonst stattfinden könnte. Dennoch kann man bei keinem der ausgesonderten Schnürchen eine Spur von Epithel finden. — Die natürlichste Erklärung dieser Thatsache schien mir die zu sein, dass das Epithel, während die Chitinmembran sich noch im Darm befindet, schnell zerstört, verdaut werde. Um festzustellen, ob meine Annahme richtig sei oder nicht, untersuchte ich den Darm der oben erwähnten Wasserkäfer, die ich in verschiedenem Zeitabstand von der letzten Aussonderung tödtete. Wenn meine Annahme begründet war, und wenn die Zerstörung des Epithels nicht ganz plötzlich stattfindet, hätte ich Thiere finden müssen, bei denen der Darm die Chitinmembran in der Absonderung begriffen, aber noch mit ihrem Epithel versehen, darbot. — Und eben dies geschah. Das Darmlumen der Käfer B und G enthielt nur Massen von schleimigem Aussehen, mit Excrementen; das der Käfer C, D, F wies die Chitinmembran zusammengerollt, in der Absonderung begriffen, ohne Spur von Epithel auf; und endlich das Darmlumen des Käfers E, den ich 4 Tage nach der letzten Aussonderung tödtete, zeigte die Chitinmembran in der Absonderung begriffen und noch mit seinem Epithel versehen.

Vom Darm des Käfers E gebe ich hier eine kurze Beschreibung, denn aus einem Vergleich desselben mit dem Darm der anderen oben erwähnten Käfer wird man folgern können, in welcher Weise die Absonderung und die Reproduktion der Chitinmembran und ihres Epithels stattfinden.

Der Darm des Hydrophilus E ist zusammengezogen (Taf. VIII, Fig. 8); die abgefallene Chitinmembran (a) berührt zum Theil das unter ihr liegende neue Epithel, zum Theil ist es davon losgetrennt und bildet unregelmässige Falten, so dass zwischen ihr und dem oben genannten Epithel Räume bleiben, die mit einer colloidartigen Substanz angefüllt sind (c), ähnlich jener, die das Sekret der Drüsen bildet, und hier und dort spärliche kleine, rundliche Kerne (Fig. 11 c) aufweisend. An der Chitinmembran sind die Trichter ganz deutlich (Fig. 11). Die obere Fläche der Chitinmembran ist noch regelrecht mit ihrem alten Epithel bekleidet. Die Elemente dieses letzteren sind sehr gut zu erkennen und lassen sich färben (Fig. 11 b). In Präparaten, die in Alkohol gehärtet und mit Pikrocarmin gefärbt worden, weisen die Zellen gewöhnlich oberhalb (selten unterhalb) des Kerns eine grosse

Vakuole auf, haben einen dicken, gestrichelten Saum, dessen Streifen nicht sehr deutlich sind, und zeigen dagegen sehr deutlich hervortretende Längsstreifen in der unter dem gestrichelten Saum liegenden Protoplasmazone.

Was die Darmhäute anbetrifft, so gewahrt man Folgendes: 1. das neue Epithel ist wellig (Taf. VIII, Fig. 8b u. Fig. 7a): die Einsenkungen entsprechen den Drüsenmündungen, die Erhebungen den zwischen den Drüsen liegenden Strecken. Seine Zellen haben ein ziemlich helles Protoplasma und zeigen schon einen ziemlich dicken gestrichelten Saum; 2. unter dem Epithel fehlt jede Spur von Chitinmembran; 3. die Bindegewebsschicht (Fig. 7c) bietet nichts Bemerkenswerthes dar, nur dass die Erhabenheiten ihrer Oberfläche länger und dünner sind; 4. die Muskeln zeigen ebenfalls nichts Bemerkenswerthes; 5. von grossem Belang sind dagegen die von den Drüsen dargebotenen Modifikationen, die man auf den ersten Blick gewahrt, wenn man die Fig. 6 und 7 miteinander vergleicht. Die Drüsen des Käfers E sind klein, kurz, dicht aneinander gelegen (Fig. 8c). Ihre geringere Grösse erklärt sich, wenn man ihren Inhalt studirt (Fig. 7). Denn in ihnen sind nur zwei von den drei Epithelzonen repräsentirt, die wir in Fig. 6 kennen gelernt haben: die Zone des Blindsacks (die zwischen ihren kleinen polyedrischen Zellen immer mehrere Mitosen darbietet) und die darüberliegende Zone, nämlich die Zone mit langen, schmalen, strahlenförmig angeordneten Zellen. Bezüglich dieser letzteren Zone ist nur zu bemerken, dass in manchen Drüsen jede Spur von Lumen fehlt, während in anderen die der Mündung am nächsten gelegenen Zellen sich nicht mit ihrem centralen Ende berühren, sondern einen hellen Raum frei lassen, der etwas seröse Flüssigkeit zu enthalten scheint (Fig. 7h). Dagegen fehlt die dritte Zone, die Zone mit dicken, hellen und einen gestrichelten Saum tragenden Zellen und ebenso fehlt jede Spur von Schleimsekret. An Stelle von alledem beobachtet man zwei dicke Zellen (Fig. 7g) mit grossem Kern und Protoplasma, das sehr hell ist, weil von einem feinen Netzwerk mit sehr weiten Maschen gebildet. Zuweilen beobachtet man zwischen diesen zwei Zellen eine dritte, die von ihnen zusammengedrückt wird (oben citirte Fig.). Diese Zellen bezeichnen die Grenze der Drüse, denn ihnen liegt direkt das Bekleidungsepithel des Darms an; und eben nur in diesem Stadium

erschien mir das Drüsenepithel in direktem Zusammenhang (ohne dazwischenliegende Chitinmembran) mit dem Bekleidungsepithel.

Denn beim Käfer D, der sich in einem nur wenig mehr vorgeschrittenen Stadium befand, als der vorgenannte (die abgefallene Chitinmembran war noch im Darm, aber ihr Epithel war schon verdaut), sah man zwischen den beiden hellen Drüsenzellen und dem Darmepithel schon den mit seinen morphologischen Merkmalen versehenen Chitinmembrantrichter liegen. Der Trichter scheint der sich zuerst bildende Theil der Chitinmembran zu sein, denn mit den stärksten Vergrösserungsgläsern konnte ich bei diesem Thiere noch nicht das Vorhandensein der Chitinmembran zwischen dem Darmepithel und der Bindegewebsschicht feststellen.

Dagegen liess sich bei den Käfern C und F, trotzdem die abgefallene Chitinmembran sich noch im Darm befand, die neugebildete Chitinmembran sowohl an den Drüsenmündungen als auch zwischen dem Darmepithel und der Bindegewebsschicht nachweisen. Sie war hier also schon vollständig. — Die Drüsen waren noch klein; unter dem Trichter sah man noch die beiden hellen und dicken Zellen, aber unterhalb dieser häufte sich schon Schleimsekret an.

Bei den Käfern B und G war die abgefallene Chitinmembran schon vom Darme ausgesondert worden. Bei ihnen waren die Drüsen gross und mit Sekret angefüllt, die neue Chitinmembran schon deutlich ausgebildet.

Aus der Untersuchung des Darms dieser, im Mai und Juni 1884, und anderer, im April desselben Jahres getödteten Thiere habe ich betreffs des Vorgangs beim Wechsel des Mitteldarms folgende Anschauung gewonnen.

Kurz vorher ehe die Chitinmembran sich loslöst, werden die Drüsen durch die zahlreichen Epithelzellen, die sich hier durch Karyokinese vervielfältigt haben, und durch das von denselben erzeugte Schleimsekret (Fig. 6), das sich durch das feine Loch der Chitinmembran hindurch nicht in den Darm ergiessen kann, stark ausgedehnt.

Es erfolgt nun die theilweise Ausscheidung des Drüseninhalts, und sie wird bewirkt, sowohl durch den Druck des in den Drüsen befindlichen Schleims als durch die Zusammenziehung der Muskeln (die in ungestümer Weise wirken muss). Die Contraktion der Muskeln bringt die Drüsen nahe aneinander, derart,

dass sie sich gegenseitig drücken. Betreffs der äusseren Längsmuskeln ist zu bemerken, dass sie ihren Druck, eben weil sie sich gewöhnlich gegen die Mitte der Drüsen inseriren, besonders auf den Inhalt der oberflächlichen Hälfte ausüben, d. h. auf jenen Theil, der hinausgedrängt werden soll. — Unter diesem Druck drängt sich das Schleimsekret zwischen die Chitinmembran und die darunter liegende Bindegewebsschicht und löst jene von dieser los. So findet sich denn der Chitinschlauch, innen mit Epithel bekleidet, frei im Darmlumen und ist an seiner äussern Fläche mit jener Schleimschicht überzogen, die zu seiner Loslösung gedient hat und die wir constant sowohl auf der noch im Darmlumen liegenden (Fig. 8c) als auch auf der vom Thiere schon ausgesonderten Chitinmembran (Fig. 10y) gefunden haben[1]).

Dieselbe Contraktion, die das Schleimsekret aus den Drüsen gepresst hat, drängt auch die Drüsenzellen hinaus, die dieses letztere umgeben. Sie legen sich auf die das Darmlumen begrenzende Bindegewebsschicht und bilden hier die neue Bekleidungsepithelschicht. In diesem Augenblick sind die Drüsen (Fig. 8e) also klein, gegeneinandergepresst, ohne Schleim, und ihr Epithel ist in direktem Zusammenhang mit dem den Darm bekleidenden Epithel (Fig. 7), das von ihnen herstammt. Aber bald bildet sich zwischen jenem Epithel und diesem der Chitinmembrantrichter der die beiden wieder voneinander trennt und sich dann zwischen dem Darmepithel und der dasselbe tragenden Bindegewebsschicht ausdehnt; bei den Drüsen (Fig. 6) nehmen die der Mündung am nächsten gelegenen Zellen wieder ihre schleimabsondernde Thätigkeit auf und erzeugen neue Schleimsubstanz, während die im Blindsack gelegenen Zellen sich durch Mitose vervielfältigen; und so ist der Darm in kürzer Zeit wieder zu einer neuen Absonderung der Chitinmembran und seines Epithels gerüstet.

Der Hydrophilus unterscheidet sich also von den bisher

1) Diese Art der Lösung erinnert mich an die von Todaro (Ricerche fatte nel Laboratorio di anatomia di Roma, 1878) beim Epidermiswechsel der Reptilien beobachtete, wobei sich ebenfalls eine Schleimschicht bildet, welche die alte Epidermis von der neuen trennt; mit dem Unterschied jedoch, dass die Schleimsubstanz bei den Reptilien kein Drüsensekret ist, sondern ein Degenerationsprodukt einer besondern Epithelschicht.

studirten Thieren dadurch, dass während im Darm dieser letzteren sich nacheinander einzelne Zellen abschuppen, bei ihm sich die Epithelschicht in ihrer Gesammtheit abschuppt und reproducirt[1]).

Melolontha vulgaris.

Ende April 1890 untersuchte ich den Mitteldarm von Melolontha, den ich zum Theil in Pikrinsäure, zum Theil in Hermann'scher Flüssigkeit (zubereitet nach der Hermann'schen Vorschrift für die Molche) gehärtet hatte. Die Schnitte wurden mit Safranin gefärbt oder mit Gentianaviolett und alsdann mit Chromsäurelösung behandelt[2]).

Ist der Darm durch Nahrungsstoffe ausgedehnt, dann lässt ein Querschnitt desselben sowohl die Faserhaut als die Epithelschicht in Kreisform erkennen. Ist der Darm dagegen mehr oder weniger zusammengezogen, dann erscheinen zahlreiche Faltungen, die fast ausschliesslich die Epithelschicht betreffen (Taf. IX, Fig. 1). — Diese vom Epithel allein gebildeten Falten erklären sich, wenn man die Formveränderungen seiner Zellen in Betracht zieht. Die in den mittleren Theilen der Falte gelegenen Zellen werden sehr lang, nehmen die Form eines, mit seiner Basis nach der freien Oberfläche gerichteten, abgestutzten Kegels an und haben einen ovalen Kern, der in der oberflächlichen Hälfte des Elements gelagert ist. Je mehr wir uns dagegen den lateralen Theilen der Falte nähern, werden die Zellen immer kürzer, nehmen die Form eines mit der Basis nach dem tiefen Ende gerichteten abgestutzten Kegels an, und ihr Kern rückt allmählich in die tiefe Hälfte der Zelle.

---

1) Eine kurze Beschreibung mit Zeichnung des Darms vom Hydrophilus findet sich in der bekannten Arbeit Frenzel's über den Mitteldarm der Insekten. (Dieses Archiv, vol. 26, pag. 229, s. Taf. IX, 1885.) Frenzel hat jedoch die innere Längsmuskelschicht nicht unterschieden; ausserdem sind ihm, eben weil er das Vorhandensein der Chitinmembran nicht bemerkt und die Thatsache der periodischen Regeneration derselben und ihres Epithels nicht gekannt hat, die sonderbaren genetischen Beziehungen zwischen dem Drüsenepithel und dem Darmepithel unbekannt geblieben. Nach ihm regenerirt sich dieses letztere durch direkte Theilung seiner Zellen.

2) Bizzozero, Zeitschrift für wissensch. Mikroskopie, vol. III (1886), pag. 24.

Die Zellen haben einen deutlichen seitlichen Contour, sind an der freien Oberfläche von einem ziemlich dicken, augenscheinlich aus nebeneinander liegenden Stäbchen bestehenden gestrichelten Saum begrenzt, und enthalten ein ziemlich dickes, in der Längsrichtung leicht gestreiftes Protoplasma.

Die ovalen Kerne zeigen das Chromatin nicht in Form von untereinander anastomosirenden Balken, wie dies bei den Zellen der Säugethiere der Fall, sondern in Form von Körnchen oder kurzen Stäbchen, die augenscheinlich unabhängig von einander sind und in der Grösse nicht bedeutend variiren.

In den Epithelzellen gewahrt man Einschlüsse (enclaves) in verschiedener Menge, ähnlich jenen die man bei den Säugethieren beobachtet. Die Grösse derselben kann sehr variiren, von der Grösse ganz kleiner Körnchen bis zu der von Kügelchen mit einem Durchmesser von 10 μ und mehr. Sie bestehen aus einer colloidartigen Substanz, in welcher man, an Zahl und in der Grösse variirende Körnchen von stark chromatophiler Substanz bemerkt (Taf. IX, Fig. 2a). — Bei einigen im Juni gefangenen Maikäfern waren diese Kügelchen ausserordentlich zahlreich.

Wie regenerirt sich nun das Epithel des Mitteldarms von Melolontha?

Auch wenn wir es mit der grössten Sorgfalt untersuchen, finden wir bei keiner Zelle Anzeichen die auf Vorgänge direkter oder indirekter Theilung hindeuteten. Die Kerne sind alle oval, und ihre Chromatinsubstanz verharrt im Zustande der Ruhe.

Aber wenn wir unser Augenmerk auf die Grenzlinie zwischen dem Epithel und den Muskelfaserlagen richten, finden wir Gebilde, wie wir sie beim Triton kennen gelernt haben: wir gewahren nämlich Sprossen, die, vom Epithel ausgehend, die Grenzlinie durchsetzen, auf kurzer Strecke unter dem Epithel sich fortsetzen und dann in ein abgerundetes Ende auslaufen (Fig. 1 b, 2, 3). Sie sind von einer Bindegewebsschicht umhüllt, die eine Einstülpung der Tunica propria darstellt, und bestehen aus Elementen von offenbar epithelialem Charakter. Denn ihre rundlichen oder ovalen Kerne unterscheiden sich von den Kernen des oberflächlichen Epithels nur dadurch, dass sie etwas kleiner sind. In der Beschaffenheit des Protoplasmas und der Form und Grösse der Zellen ist ein Unterschied vorhanden; denn das Protoplasma ist hier dünner als in den Cylinderzellen, und der Zellenkörper ist sehr klein und

bald polyedrisch gestaltet, bald, in Folge des von den benachbarten Zellen ausgeübten Drucks, zusammengedrückt (Fig. 3). Aber diese Unterschiede sind nur durch den Altersunterschied der Elemente bedingt; denn wenn wir von den Sprossen nach dem Bekleidungsepithel gehen, sehen wir, dass das Protoplasma dicker wird und die Zellen an Grösse zunehmen, länger werden und sich parallel den ausgewachsenen Cylinderzellen anordnen, deren Form sie dann allmählich annehmen (Fig. 3).

Nunwohl, unter diesen jungen Epithelzellen sieht man häufig solche, die in Karyokinese sich befinden (Fig. 2 u. 3); ja, nicht selten trifft man in ein und derselben Sprosse zwei gleichzeitig in Karyokinese sich befindende Elemente an (Fig. 2). Diese Mitosen treten, wenn gut gefärbt, sehr deutlich hervor, und da die Chromosome sich durch ihre Farbe von dem hellen und farblosen Grund des Zellenkörpers abheben, kann man sie auch bei einer Vergrösserung von 50 d. erkennen. Bei starker Vergrösserung wird auch die achromatische Spindel deutlich wahrgenommen.

Wir erkennen also in diesen Sprossen die Elemente, die zur Regeneration des Mitteldarmepithels dienen; eine Regeneration die, nach der Zahl der Mitosen und der Zahl der subepithelialen Sprossen zu urtheilen, eine sehr lebhafte sein muss, da man von diesen letzteren im Durchschnitt 15 bis 25 in einem Darmquerschnitt zählt.

Ditiscus marginalis und Cybister Roeselii.

Der Mitteldarm von Ditiscus ist 15—18 mm lang; er ist ziemlich dünn, aber dafür mit sehr zahlreichen blind endigenden Taschen (Bursae ventriculares) versehen. Diese sind kurz und spärlich in der hintern Darmhälfte; in der vordern dagegen sind sie etwas dicker und sind so dicht beieinander gelegen und so lang, dass sie wie Zotten aussehen.

Jede Tasche macht, gleich nachdem sie sich vom Darm abgesetzt hat, eine Biegung nach vorn, nach hinten oder seitwärts und verschlingt sich auf verschiedene Weise mit den sie umgebenden Taschen. Dieselben fangen leicht zusammengezogen an, erreichen schnell ihren grössten Durchmesser (Taf. IX, Fig. 4), werden dann nach und nach dünner und laufen in ein meistens knopfartig aufgetriebenes Ende aus.

Diese ihre Besonderheiten in Form und Verlauf kann man

studiren, wenn man den Darm mit der Linse untersucht oder die Anhänge selbst mit Nadeln isolirt. Fig. 4 stellt eine Zotte von mittlerer Grösse dar, die etwas länger als 1 mm war und die mit Nadeln isolirt wurde. Zu diesem Studium eignen sich dagegen nicht Querschnitte des Darms, denn wegen des unregelmässigen Verlaufs der Taschen ist es fast unmöglich, oder doch nur reiner Zufall, eine solche, von ihrem blinden Ende bis zu ihrer Mündung in den Darm, auf der vom Schnitt dargestellten Ebene verfolgen zu können (Fig. 5). Von einigen Taschen sieht man nur die Mündung, von anderen nur verschiedene Theile des freien Endes. Diese letzteren scheinen, wie leicht einzusehen, ohne Zusammenhang mit dem Darm, und es bedarf einer ununterbrochenen Schnittreihe, um feststellen zu können, dass sie ebenfalls in den Darm münden. Ferner sind in den Darmquerschnitten einige Taschen der Länge nach, andere schräg oder quer durchschnitten; einige sind entsprechend ihrer Medianebene gespalten und zeigen daher ihr Lumen und das dasselbe begrenzende Epithel, während andere einer Tangentialebene entlang getroffen sind und deshalb ihr Lumen nicht zeigen und wie feste Stränge aussehen, die gänzlich mit, in schrägem oder querem Durchschnitt sich darbietenden, Epithelzellen ausgefüllt sind.

Der Darm ist mit einschichtigem Cylinderepithel ausgekleidet, das, ohne eine Modification zu erfahren, sich in das die Taschen auskleidende Epithel fortsetzt. Es besteht aus schönen Zellen mit deutlichen Umrissen und mit einem netzförmig aussehenden Protoplasma, das, in den in Kleinenberg'scher Flüssigkeit gehärteten Präparaten, um den Kern herum dichter zu sein pflegt, als in den Rindenschichten der Zelle. Der Kern liegt meistens im mittleren Theil der Zelle (selten ist er etwas nach dem einen oder anderen Ende gerückt), ist oval und mit einem grossen, ebenfalls ovalen Kernkörperchen und Spuren von Netzwerk versehen. — An der freien Oberfläche tragen die Zellen einen dicken gestrichelten Saum, der oft die Stäbchen, aus denen er besteht, deutlich erkennen lässt. Ja, es ist nicht schwer, Stellen zu finden, an denen die Stäbchen so individualisirt sind, dass man ein Flimmerepithel zu sehen meint.

Diese Besonderheiten der Epithelzellen studirt man besser an den die Taschen (Taf. IX, Fig. 6) als an den den Darm auskleidenden Zellen, da die Epithelschicht in diesem letztern zahlreiche feine

Längsfalten bildet, die zu Zerrungen, zu Pressungen, zu verschiedenen Verunstaltungen der dieselbe bildenden Zellen Anlass geben.

Wenn wir nun, nachdem uns die Anordnung des Darmepithels bekannt, untersuchen wollen, wie sich dessen Elemente regeneriren, sind wir beim ersten Blick geneigt, Frenzel Recht zu geben und mit ihm anzunehmen, dass die Regeneration nicht durch indirekte Theilung erfolgt. Denn die Epithelzellen zeigen uns alle ihren Kern im Zustand der Ruhe; und dies gilt sowohl von den den Darm als von den die Taschenmündungen auskleidenden Zellen. — Andererseits aber geht aus einer genauen Untersuchung hervor, dass auch keine Spuren von direkter Theilung vorhanden sind: die Zellen haben alle einen einzigen, ovalen, nie quersackartig eingeschnürten Kern.

Die Lösung der Frage kann man nur erhalten, wenn man das Verhalten des Epithels in den Taschen studirt.

Diese sind, wie schon gesagt, gleich nach dem Anfang dick und werden dann nach und nach dünner; dementsprechend ist ihr Lumen im Anfang weit und wird immer enger, je mehr wir uns dem blinden Ende nähern. Dies geschieht jedoch nicht in gleichmässiger Weise; denn gewöhnlich wechseln Erweiterungen und Verengerungen im Lumen ab, die ihm ein kropfartiges oder rosenkranzartiges Aussehen geben. An diesen Stellen scheint das Lumen, wenn die Tasche nicht in der Medianebene, sondern einer Tangentialebene entlang durchschnitten wurde, in mit einander in Verbindung stehende und durch Sepimente von einander getrennte Kammern getheilt (Fig. 5b); die Sepimente bestehen natürlich aus längeren Epithelzellen, als diejenigen es sind, die sich an dem aufgetriebenen Theile des Kropfes befinden (Fig. 9). Das Lumen ist mit einem farblosen oder etwas gelblichen, bald ziemlich homogenen und colloidartigen, bald feinkörnigen und Vacuolen von verschiedener Grösse aufweisenden Sekret angefüllt und wird von demselben erweitert.

Wenn wir nun das die Innenfläche der Taschen bekleidende einschichtige Epithel untersuchen, finden wir, dass dessen Zellen, je nach dem Punkte, den wir betrachten, sehr verschieden sind. In der dem Darm zugewendeten Hälfte der Tasche haben sie die grössten Durchmesser und ist ihr gestrichelter Saum am meisten entwickelt (Fig. 6). In der äusseren Hälfte, nach dem Blindsack gehend, finden wir dagegen, dass der gestrichelte Saum immer

dünner wird und zuletzt verschwindet, und dass ebenso die Zellen immer dünner und kürzer, ihre Kerne immer kleiner werden. In Fig. 7 habe ich Cylinderzellen, von vorn, im optischen Querschnitt gesehen, dargestellt; beim ersten Blick erkennt man, dass die Gruppe a einer der Mündung nahe gelegenen, die Gruppe b dagegen einer vom blinden Ende wenig entfernten Stelle entnommen ist.

Schon diese fortschreitende Modification der Zellen für sich allein zwingt uns, anzunehmen, dass die Zellenerzeugung im Blindsack stattfindet und dass die neu hervorgebrachten Zellen, wenn sie, älter werdend, an Umfang zunehmen, zugleich auch weiter vorrücken und nach und nach die Tasche in ihrer ganzen Länge durchlaufen, bis sie zuletzt an die Darmoberfläche gelangen.

Doch können wir noch auf eine andere Thatsache hinweisen, die diese Annahme zur Gewissheit macht. Während nämlich in dem den Darm und in dem die Taschen auskleidenden Epithel keine Spur von in Mitosis sich befindenden Elementen vorhanden ist, sind solche in dem jungen Epithel des blinden Endes sehr häufig. Fig. 8 stellt den Querschnitt eines dieser Endknöpfe dar; zwischen den dicht bei einander liegenden kleinen Zellen mit noch undeutlichen Umrissen finden sich zwei Mitosen im Doppelsternstadium. Einige Schnitte meiner Präparate enthalten sogar 5—6 Mitosen. Gewöhnlich sind in jeder dieser Gruppen die Mitosen alle beinahe in dem gleichen Stadium. — Die Chromatinsubstanz der Mitosen ist gewöhnlich spärlich, die achromatische Spindel ist immer deutlich zu erkennen.

Der Regenerationsherd des Darmepithels findet sich also in den Endknöpfen der Taschen; und die hier durch mitotische Theilung entstandenen Zellen nehmen, während sie nach und nach von anderen nach ihnen entstandenen Zellen gegen den Darm hin gedrängt werden, an Umfang zu und bekommen die Merkmale vollkommener Epithelzellen. —

Die gleichen Resultate, sowohl in makroskopischer als in mikroskopischer Hinsicht, erhielt ich (im Juli 1889) beim Darm von Cybister Roeselii, einem zur Familie des vorgenannten gehörenden Insekt.

Die Darmtaschen wirken also bei diesen Insekten nicht nur bei der Sekretion mit, sondern stellen auch den Regenerations-

herd des Darmepithels dar. Dieser ihrer Hauptmerkmale wegen kann man sie also als gleichbedeutend mit den schlauchförmigen Drüsen der Säugethiere betrachten.

Acridiodea.

Meine Untersuchungen wurden in zwei verschiedenen Jahren gemacht: im Jahre 1889 untersuchte ich der Verwandlung nahe Larven von Pezotettix pedestris[1]) und eines Stenobothrus von unbestimmter Art, die ich im Juli in Valdieri (in den Meeralpen), etwa 1400 m über dem Meere, fing. Da ich keine anderen Flüssigkeiten bei mir hatte, gebrauchte ich zur Härtung nur Alkohol, der sich jedoch als vollständig ausreichend erwies. Im Jahre 1891 untersuchte ich einige Exemplare von Pachytylus stridulus, die ich in den Voralpen, nördlich von Varese, etwa 1000 m über dem Meere, fing; der Darm dieser letzteren wurde in Flemming'scher Flüssigkeit oder in Sublimat gehärtet.

Der Nahrungskanal dieser Heuschrecken ist geradlinig, und, wie bekannt, münden in den Anfangstheil jenes Abschnitts, der die Merkmale des Mitteldarms darbietet, 12 Bursae ventriculares (6 obere und 6 untere), deren tiefes (der Mündung entgegengesetztes) Ende spitz zuläuft und blind ist. Die oberen dieser Taschen haben das blinde Ende nach oben gerichtet, die unteren hingegen nach unten; jene sowohl als diese liegen in ihrer ganzen Länge dem Darm an, der deshalb in dem mit diesen belegten Abschnitt wie ein Quirl aussieht. Diese Taschen können, sowohl ihres Epithels als ihrer Beziehungen zum Mitteldarm wegen, als Divertikel dieses letzteren betrachtet werden. Zerlegt man den Nahrungskanal in eine Reihe Querschnitte, dann kann man sich leicht davon überzeugen, dass das Epithel der Speiseröhre (erkennbar an der dessen freie Oberfläche bekleidenden Chitinschicht) dort aufhört, wo die oberen Taschen ausmünden. An dieser Stelle nimmt das Epithel die Merkmale des den Mitteldarm auskleidenden Epithels an: seine Zellen nämlich, abgesehen von den

1) Die Bestimmung dieses und der anderen Insekten verdanke ich meinem verehrten Collegen Prof. Camerano, dem ich hierfür und für das Untersuchungsmaterial, zu welchem er mir verholfen hat, öffentlich meinen Dank ausspreche.

anderen Modificationen, bekommen an ihrer freien Oberfläche den charakteristischen gestrichelten Saum.

Die Tunica propria des Mitteldarms der Heuschrecken ist nicht eben. Sie zeigt (Taf. IX, Fig. 10) eine grosse Zahl von sich senkrecht zu ihrer Oberfläche aufrichtenden Plattenerhebungen. Diese Erhebungen sind zum Theil longitudinal, zum Theil quer oder schräg zur Längsaxe des Darms angeordnet und anastomosiren untereinander, sodass sie der freien Oberfläche der Schleimhaut (wenn diese durch Maceration in verdünntem Alkohol ihres Epithels beraubt, und bei schwacher Vergrösserung untersucht wird) ein netzartiges Aussehen geben, oder besser gesagt, ein Aussehen, das an die Zellen eines Bienenstocks erinnert, deren offenes Ende dem Beobachter zugewendet ist. Da diese Erhebungen vollständig mit Epithel bekleidet sind, so stellt eine jede dieser Zellen einen, entsprechend ihrer Centralaxe mit einem engen Lumen versehenen, Drüsensack dar. Wir haben so Gebilde vor uns, die sich vollständig mit den schlauchförmigen Darmdrüsen der Säugethiere vergleichen lassen.

Was die Bursae ventriculares anbelangt, so zeigt Fig. 11, die in schwacher Vergrösserung den Querschnitt einer der oberen Taschen darstellt, deutlich deren allgemeine Struktur. Die sie begrenzende Tunica propria weist eine Reihe von ziemlich gleichmässig angeordneten Längsfalten auf, die deren Oberfläche bedeutend vermehren. Sie ist ihrerseits mit einschichtigem Cylinderepithel bekleidet. — Die unteren Taschen sind kürzer und dünner als die oberen und ermangeln der Längsfalten; das Epithel ist dagegen das gleiche.

Untersuchen wir nun die Beschaffenheit dieses Epithels, und zwar zunächst bei Pachytylus.

Die einzelnen Epithelzellen (Fig. 12) sind verhältnissmässig gross, haben markirte Umrisse und einen sehr dicken Saum mit deutlich erkennbaren Streifen. Der Kern ist gegen die Mitte der Zelle gerückt, aber gewöhnlich liegt er der Basis näher als dem freien Ende. Er ist ebenfalls gross, hat deutliche Umrisse und enthält eine grosse Zahl kleiner Chromosome. Das Zellenprotoplasma hat ein netzartiges Aussehen, zeigt jedoch vorwiegend longitudinal zur Längsaxe der Zelle gerichtete Streifen.

In diesen ausgewachsenen Zellen finden sich keine Spuren von direkter oder indirekter Theilung.

Dagegen kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Regeneration des Epithels durch einen karyokinetischen Process erfolgt, der in der Tiefe des Epithels, an umschriebenen Stellen vor sich geht, denen man mit Recht den Namen „Keimcentren" geben könnte. An diesen Stellen (Taf. IX. Fig. 12a) sehen wir kleine, ovale Zellen mit ziemlich homogenem, wenige Körner aufweisendem Protoplasma und einem Kern, der das eine oder andere Stadium der Mitose darbietet. Die Chromatinfäden sind dick, sehr deutlich; die achromatischen Fäden hingegen sind wenig oder gar nicht zu erkennen. Neben diesen Zellen liegen andere (Fig. 12b), deren Kern sich im Zustand der Ruhe befindet und die bei ihrer fortschreitenden Entwicklung nach und nach die Merkmale der oberflächlichen Epithelzellen annehmen, zwischen welche sie sich schieben, indem sie allmählich nach oben in die Epithelschicht rücken, bis sie mit ihrem obern Ende an die freie Oberfläche gelangen. Nunmehr bildet sich der gestrichelte Saum und die Zelle ist vollkommen geworden.

Hat sich ein Keimcentrum infolge der Vervielfältigung und der Volumzunahme seiner Elemente vergrössert, dann drückt es die Darmwand, der es anliegt, ein und erzeugt so eine Ausstülpung, eine Hervorragung über die äussere Darmoberfläche (Fig. 12x). Es entstehen dann ähnliche Gebilde, wie die, welche wir bereits bei Melolontha kennen gelernt haben.

Solche Keimcentren finden sich sowohl im Epithel des Mitteldarms als in dem der oben beschriebenen Taschen. Im Darm liegen sie gewöhnlich im tiefsten Theil der vorhin beschriebenen Drüsensäcke, und dies ist ein weiterer Beweisgrund dafür, dass diese letzteren gleichwerthig sind mit den schlauchförmigen Drüsen der Säugethiere. Bei den Heuschrecken, die ich in Valdieri untersuchte (Pezotettix und Stenobothrus) habe ich, bezüglich der Struktur des Mitteldarms und seiner Taschen, und bezüglich des Regenerationsprocesses des Epithels das Gleiche beobachtet, wie bei Pachytylus. Dieselben unterscheiden sich von diesem nur dadurch, dass 1. die Cylinderepithelzellen und deren Kerne bei ihnen einen etwas geringeren Umfang haben, und ebenso der gestrichelte Saum eine geringere Dicke hat als bei Pachytylus; 2., dass die Keimcentren nicht über die äussere Darmoberfläche hervorragen. Die sie bildende Elementengruppe höhlt sich eine Nische im tiefen Ende der Cylinderzellen aus

(Fig. 10 und 13). — Betrachtet man die einzelnen Elemente näher, dann sieht man, dass die tiefsten klein, und weil gegen die Tunica propria gedrückt, auch stark abgeplattet sind. Die über ihnen liegenden Elemente müssen also nicht nur an Grösse zunehmen, sondern sich auch in ihrer Form bedeutend verändern, um den Cylinderzellen ähnlich zu werden, in die sie sich schliesslich umbilden.

Die Regeneration des Darmepithels ist bei den Heuschrecken eine sehr lebhafte. In jedem Darm- oder Taschenquerschnitt fand ich im Durchschnitt 2—4 Mitosen. Die Zahl der Keimcentren ist natürlich viel grösser, denn viele von diesen enthielten, obgleich die Kerne in ihnen alle Merkmale der Jugend darboten, in dem Augenblick, als das Stück in die Fixirungsflüssigkeit getaucht wurde, keine in Theilung begriffene Kerne. Man kann sagen, dass im Darm jeder Drüsensack ein Keimcentrum an seinem blinden Ende darbietet.

Wie ich schon weiter oben sagte, kann ich hier nur fragmentarische Beobachtungen über die Genesis des Darmepithels bei den Insekten mittheilen; es fällt mir also nicht ein, Schlüsse von allgemeiner Geltung aus ihnen zu ziehen. Es war nur meine Absicht, nachzuweisen, dass auch bei den Insekten die Epithelregeneration durch Mitosis mit verschiedenen Modalitäten, wie bei den Wirbelthieren, stattfindet.

Denn bei den Bursae ventriculares zweier Heuschreckenarten (Pezotettix und Stenobothrus) z. B. liegen die Keimcentren einfach in der Tiefe der Epithelschicht und lassen hier wirkliche Ersatzzellen entstehen, ungefähr so, wie es unter den Vertebraten beim Frosche und bei der Eidechse geschieht.

Bei den Taschen von Pachytylus und beim Mitteldarm von Melolontha dagegen ragen die Keimcentren an der unteren Fläche der Epithelschicht hervor und erzeugen so, mit den Haufen ihrer jungen Zellen, Einstülpungen in die Tunica propria des Darms, die sich mit den uns bei den Säugethieren vom Triton dargebotenen vergleichen lassen.

Und endlich beim Mitteldarm aller drei Heuschreckenarten finden sich die Keimcentren in der Tiefe von Drüsensäcken, die

mit den schlauchförmigen Drüsen des Darms bei den Säugethieren verglichen werden können.

Eine noch weiter vorgeschrittene Manifestation dieser Thatsache bieten uns Ditiscus und Cybister. Hier sind die Drüsensäcke so entwickelt, dass sie nicht mehr in der Dicke der Darmhäute liegen; sie erscheinen als sehr zahlreiche an der äusseren Darmfläche haftende Zotten. Ihrer Form und ihrer Struktur nach lassen sie sich mit den Taschen der Heuschrecken vergleichen: aber hinsichtlich der Epithelsregeneration ist ein nicht unbedeutender Unterschied vorhanden. Denn bei den Heuschrecken erfolgt die Regeneration durch kleine, zahllose, im Epithel sowohl der Taschen als des Mitteldarms zerstreut liegende Centren, während das Darmepithel bei Ditiscus und Cybister nie Mitosen darbietet, und was das Epithel der Drüsensäcke anbelangt, so finden sich die Mitosen nur an deren blindem Ende; so dass eine hier entstandene Zelle einen langen Weg machen muss, um, in ihrer Entwicklung fortschreitend, die ganze Tasche zu durchlaufen und an die Darmoberfläche zu gelangen, wo sie später ihren Untergang findet.

Die von mir erhaltenen Resultate bezüglich der Regeneration des Darmepithels bei diesen Insekten stimmen also ganz und gar nicht mit den von Frenzel[1]) erhaltenen überein, der auf Grund seiner an einer grossen Zahl von Arten vorgenommenen Untersuchungen zu der Annahme kam, dass die Regeneration bei denselben durch direkte Theilung erfolge. Denn auf Seite 293 sagt er: „Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten, gleichgültig ob sie dem Darmschlauch selbst oder auch dessen Ausstülpungen angehören, gleichgültig ferner, ob sie dem Typus der langgestreckten Cylinderzellen oder dem der rundlichen Schleimzellen zuzuzählen sind, pflanzen sich auf dem Wege der direkten (amitotischen) Kerntheilung (Holoschisis) fort, während die specifischen Drüsenzellen der Krypten sich auf dem Wege der indirekten (mitotischen) Kerntheilung (Karyolyse) vermehren.“ Und diese seine Ansicht bestätigte er in einem neuerdings veröffentlichten Artikel[2]), in welchem er, gegenüber H. E. Ziegler, nochmals die mitotische Theilung des Epithels bekämpft

1) Frenzel, Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1885, XXVI, p. 229.
2) Frenzel, Biolog. Centralblatt, 1891, XI, pag. 562.

und behauptet, dass „die Kryptenzellen morphologisch wesentlich von den Epithelzellen verschieden sind und nicht Regenerationsherde für diese vorstellen".

Wie aus diesen Citaten erhellt, hat Frenzel wohl Mitosen im Darm mehrerer Insekten (Blatta, Melolontha, Geotrupes, Hydrophilus etc.) gesehen, glaubt aber, dass sie sich nie in dem eigentlichen Darmepithel finden, sondern nur in dem Epithel der Drüsenkrypten, und nimmt ohne Weiteres an, dass die beiden Epithelarten ganz unabhängig von einander sind.

Hier ist nun zu bemerken, dass er zu den Drüsenkrypten nicht nur jene Gebilde rechnet, die es wirklich sind, wie z. B. die Einstülpungen des Darms bei Hydrophilus, sondern auch Gebilde, die den von mir beim Darm und bei den Taschen der Heuschrecken unter dem Namen „Keimcentren" beschriebenen entsprechen. Er hat sie bei Blatta und bei Bombus gesehen und beschrieben; und obgleich auch er zugibt, dass sie in der Dicke der Cylinderepithelschicht des Darms liegen, betrachtet er sie doch als von diesem Epithel unabhängige und vielmehr den Charakter der Drüsen tragende Gebilde, sei es, weil die sie bildenden Elemente von denen des Darmepithels verschieden sind, sei es, weil er gesehen haben will, dass ein feiner Absonderungsgang von ihnen abgeht, der sich von der Spitze der vermeintlichen Drüse bis zum Darmlumen erstreckt[1]).

Dieselbe Ansicht bezüglich der Keimcentren hat auch Faussek[2]), der sie bei einer Heuschrecke (Eremobia muricata) studirte. Auch Faussek fand keine Mitosen in den Zellen des Darmepithels, während er solche in den Drüsenkrypten sah, die er ohne Weiteres als Drüsen bezeichnet. Ja, er behauptet, in diesen die Membrana propria gesehen und mit Sicherheit den Absonderungsgang (den er auch auf Tafel XXXVI, Fig. 1 zeichnet) erkannt zu haben, der jedoch, „da höchst dünn, nicht immer deutlich zu sehen ist".

Gegen die Ansicht Faussek's und Frenzel's haben sich neuerdings H. E. Ziegler und O. vom Rath ausgesprochen[3]).

1) Frenzel, Archiv für mikroskop. Anatomie, l. c. pag. 247, Taf. VIII, Fig. 19.

2) Faussek, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 1887, XLV, p. 694.

3) Ziegler und vom Rath, Biolog. Centralblatt, XI, No. 24 (v. 31. Dezember 1891).

In ihrer Arbeit behandeln sie unter anderm auch kurz den Mitteldarm der Insekten und meinen, gleich mir, dass die Drüsenkrypten nichts anderes seien, als Regenerationsherde für das Darmepithel.

Zu diesem Schlusse muss man kommen, wenn man eine genaue histologische Untersuchung macht. Denn es bestehen allerdings, wie Frenzel will[1], sowohl die Kerne als den Zellenkörper betreffende Unterschiede zwischen den Elementen der Keimcentren und den Zellen des Darmepithels, aber diese (die Grösse und die Form der Kerne, die Menge und Vertheilung ihres Chromatins und die Menge und Struktur des Zellenprotoplasmas betreffende) Unterschiede sind eben solche, wie sie stets zwischen den jungen und den ausgewachsenen Formen eines und desselben Elements angetroffen werden. — Was die von Faussek gesehene Membrana propria der Drüse anbetrifft, so existirt dieselbe überhaupt nicht, wie man sich besonders bei in Alkohol fixirten Stücken überzeugen kann; denn bei diesen trennt sich das ausgewachsene Epithel leicht von der Tunica propria des Darms ab, während die die Keimcentren bildenden Zellen an derselben haften bleiben und gewöhnlich nur etwas verschoben und von einander losgetrennt sind. Ebenso ungenau ist die Behauptung Frenzel's, dass die Uebergangsformen zwischen den beiden Zellenformen fehlen: in gut ausgefallenen Präparaten sind die Uebergangsformen deutlich zu sehen, und ich habe sie in Fig. 12 gezeichnet. Was die vermeintlichen Absonderungsgänge anbetrifft, so habe ich dieselben, trotzdem ich nach verschiedenen Methoden (Alkohol, Sublimat, Flemming'sche Flüssigkeit) fixirte Stücke untersuchte, nie gesehen, und die Bemerkung Faussek's, dass sie, da „höchst dünn, nicht immer deutlich zu sehen sind", lässt mich vermuthen, dass er ihres Vorhandenseins nicht so sicher ist, als es beim ersten Blick scheinen möchte. Nur zu leicht kann ein Zellencontour, eine kleine Lostrennung zwischen zwei Zellen, von einem wenn auch nur in geringem Grade voreingenommenen Beobachter als Absonderungsgang gedeutet werden. Wir haben hierfür schon verschiedene Beispiele in der Wissenschaft gehabt, und es ist wohl nicht nöthig, dass ich sie anführe. — Trotz alledem könnte man doch an eine drüsenartige Be-

1) Frenzel, Biolog. Centralblatt, XI. pag. 562 (1891).

schaffenheit denken, wenn man im Innern der Zellen oder zwischen diesen das secernirte Material anträfe; aber gerade das Gegentheil von dem beobachtet man in den Keimcentren, wo der Zellenkörper sehr klein ist, die Elemente gegen einander gedrückt liegen und sich an keiner Stelle eine Spur von Sekret oder auch nur von Drüsenlumen findet.

Uebrigens muss jeder Zweifel über die Abstammung des Darmepithels vom Epithel seiner Einsenkungen schwinden, angesichts der Thatsachen, die ich bei Hydrophilus beschrieben. Bei diesem Thiere ist der Mitteldarm mit einer Cylinderepithelschicht bekleidet, die von einer Chitinmembran getragen wird, und diese besitzt zahlreiche der Mündung ebensovieler birnförmiger Drüsen entsprechende Löcher. Das Darmepithel zeigt nie Mitosen, während solche im Epithel der Drüsen zahlreich sind. Dies könnte beim ersten Blick zu der Annahme verleiten, wie Frenzel es auch angenommen hat, dass das Darmepithel sich durch direkte Theilung vervielfältige und die Mitosen der Drüsen nur dazu dienten, um die bei der Funktionsthätigkeit zu Grunde gehenden Elemente der Drüsen selbst zu ersetzen. Doch nichts von alledem. Hydrophilus sondert in Zwischenräumen von wenigen Tagen das gesammte Epithel des Mitteldarms und die dasselbe tragende Membran ab; und während diese Epithelschicht sich von der Darmwand loslöst, bildet sich durch eine Verschiebung und eine Umbildung des Darmdrüsenepithels eine neue Epithelschicht darunter. — Mir scheint, dass kein vom Menschen ersonnenes Experiment über die Abstammung des Darmepithels soviel Aufklärung geben könnte, als jene Reihe Thatsachen, die uns bei Hydrophilus die Natur spontan darbietet.

Bei diesen Schlussfolgerungen sind jene Insekten ausgeschlossen, deren Mitteldarm der Drüsenkrypten und Keimcentren ermangelt. Hier kann man natürlich noch nicht sagen oder annehmen, dass die Regeneration durch Mitose erfolge; aber ebenso wenig kann man sagen oder annehmen, wie es Frenzel thut, dass sie durch direkte Theilung erfolge. Das, was wir bei den von mir und bei den von Ziegler und vom Rath untersuchten Insekten gesehen haben, gebietet uns grosse Vorsicht, eine Vermehrung auf amitotischem Wege anzunehmen. Es ist ja möglich, dass der Herd oder die Herde der mitotischen Regeneration auf umschriebene Stellen beschränkt sind, wie es nach Ziegler und

vom Rath bei Campodea Staphylinus der Fall ist, wo ein solcher Herd zwischen dem Schlund und dem Mitteldarm seinen Sitz hat: oder es kann auch sein, dass der Regenerationsprocess kein sehr lebhafter ist, sodass die wenigen Elemente, die ihn aufweisen, schwer nachgewiesen werden können, oder endlich kann es auch sein, dass die Regeneration nur in Perioden von ganz kurzer Dauer stattfindet und kann so geschehen, dass die histologische Untersuchung des Darms nicht mit der Periode zusammenfällt, in welcher sie stattfindet. Es sind dies alles Fragen, die nur durch ausgedehntere Untersuchungen gelöst werden können.

Bevor ich schliesse, halte ich es für angebracht, die bei meinen Untersuchungen über das Darmepithel erhaltenen Resultate kurz zusammenzufassen; und zwar halte ich dies um so mehr für angebracht, als die verschiedenen Theile meiner Arbeit in langen Zwischenräumen veröffentlicht wurden und ich bei Abfassung derselben nicht vermeiden konnte in viele Einzelheiten einzugehen, die die Geduld des Lesers wohl allzusehr in Anspruch genommen und ihn manchmal gehindert haben könnten, richtig zu erfassen, was ich darzuthun wünschte.

Ich werde nur von dem handeln, was die Wirbelthiere betrifft, denn, wie ich schon sagte, sind die Untersuchungen, die ich an den Insekten gemacht, zu unvollständig, und andererseits habe ich die bei diesen erhaltenen Resultate schon vorher kurz zusammengefasst. — Beim Darm der Vertebraten werde ich zuerst die Protoplasmazellen und dann die Schleimzellen besprechen.

I. Das protoplasmatische Epithel.

Um die Darstellung der verschiedenen Formen, die das protoplasmatische Epithel bei den verschiedenen Thieren aufweist, klarer zu machen, wird es gut sein einen, gegenüber dem bisher befolgten, umgekehrten Weg zu nehmen, nämlich vom Einfachen zum Zusammengesetzten vorzuschreiten: ich werde also bei den Thieren, deren Darm mit einer einfachen Epithelschicht bekleidet ist, anfangen und jene Thiere, bei denen die Zusammensetzung des Darms wegen des Vorhandenseins von schlauchförmigen Drüsen eine complicirte ist, zuletzt besprechen.

Ein allgemeines Princip erhellt jedoch aus meinen Untersuchungen, nämlich: dass die Regeneration des Darmepithels bei den Vertebraten immer durch Mitose erfolgt. — Die Unterschiede zwischen einer Klasse und der anderen bestehen nur in den verschiedenen, von der Epithelschicht dargebotenen Complicationen und in dem verschiedenen Sitz der Regenerationsherde.

1. Eine sehr einfache Struktur bietet uns Petromyzon. Die Darmschleimhaut ist glatt, weist weder Zotten noch Drüsen auf; man bemerkt hier nur eine mächtige Längsfalte (auf der hier beigefügten Tafel VIII, Fig. 1 b), die die Schleimhautoberfläche vergrössert und in ihrem Schoosse einen Leukocyten-Erzeugungsherd birgt. Die ganze Schleimhautoberfläche ist mit einfachem Cylinderepithel bekleidet, mit dem Unterschied jedoch, dass die Zellen an dem durch das Zusammenstossen der Falte mit den Darmwänden gebildeten Fornix (obengenannte Fig. g) lang, schmal und stark gegeneinander gedrückt (Fig. 4), im übrigen Theil der Schleimhaut dagegen kurz und breit sind (Fig. 3). Dieser Unterschied kommt daher, dass eben im Fornix die Regeneration des Epithels stattfindet. Hier sieht man, wie der Kern einer Epithelzelle nach dem freien Ende des Elements rückt, in allen seinen Durchmessern zunimmt und das Chromatin in Form von kurzen Stäbchen darbietet, die dicker und besser gefärbt sind als die Körner der in Ruhe sich befindenden Kerne (Fig. 4 c). Nach und nach macht der Kern die weiteren Stadien der Mitose durch. Die Zelle, die kürzer und dicker geworden war (Fig. 5), wird oval und keulenförmig, darauf lässt sie an ihrem unteren Ende eine Einbuchtung ins Protoplasma erkennen (Fig. 5 c), die sie zuletzt in zwei kleine gepaarte Zellen theilt; diese letzteren endlich werden, indem sie allmählich an Länge zunehmen, in Form und Ausdehnung den um sie herumliegenden ausgewachsenen Zellen ähnlich.

In den Fornices also üben die Zellen, indem sie sich stark vermehren, einen Druck aufeinander aus und werden in Folge dessen lang und schmal. Aelter werdend rücken sie dagegen allmählich nach dem Gipfel der Spiralklappe und nach der dorsalen Medianlinie des Darms; und hier können sie kürzer und breiter werden, da ihnen der Raum dazu von den älteren Zellen

gewährt wird, die sich beständig abschuppen und in das Darmlumen fallen.

Also schon bei Petromyzon fangen wir an wahrzunehmen, trotzdem das Epithel einschichtig und die Schleimhaut glatt ist, dass die Elemente nicht dort leben und zu Grunde gehen, wo sie ursprünglich entstanden; und den Grund davon finden wir in der Thatsache, dass der Regenerationsherd in beschränkten Stellen der Schleimhaut (Fornices) seinen Sitz hat. Deshalb können die Epithelien dieser letzteren, die besonders für die Regeneration thätig sind, nicht als gänzlich gleichbedeutend mit den Epithelien des übrigen Darmtheils, die ausschliesslich der Funktionsthätigkeit obliegen, betrachtet werden.

2. Ein complicirteres Epithel als im Darm von Petromyzon finden wir im Darm des Frosches und mehr noch in dem der Eidechse, nämlich insofern als der Darm dieser Thiere nicht eine, sondern zahlreiche (in verschiedener Richtung, aber vorwiegend longitudinal verlaufende) Falten aufweist, und mit der Zahl der Falten nothwendigerweise auch die Zahl der zwischen ihnen liegenden Fornices zunimmt. Jedoch beobachtet man auch bei diesen Thieren, dass der Regenerationsherd besonders in den Fornices seinen Sitz hat, weshalb denn auch die jungen Epithelelemente sich vorwiegend in diesen finden und die Elemente von hier aus nach den hohen Theilen der Falten rücken. Ich sage vorwiegend und nicht ausschliesslich, denn einige in Mitosis sich befindende Elemente kann man zuweilen auch in dem die Falten bekleidenden Epithel antreffen.

Bei diesen Thieren ist sodann bemerkenswerth, dass man ausser den, wie bei Petromyzon, im oberflächlichen Theil der Epithelschicht gelegenen Mitosen (auf der hier beigefügten Tafel VII, Fig. 4) noch andere in der Tiefe der Epithelschicht gelegene Mitosen in ziemlich grosser Menge antrifft (Fig. 3A, B). Aus diesen gehen junge Ersatzzellen hervor, die im Anfang ihres Daseins zwischen den tiefen Enden der ausgewachsenen Zellen eingeschlossen liegen (Fig. 5c) und erst später mit einem Ende den freien Saum des Epithels erreichen. Diese Ersatzzellen sind, ebenso wie die in der Tiefe gelegenen Mitosen von denen sie herstammen, weniger zahlreich beim Frosche als bei der Eidechse; in den Fornices dieser letzteren sind sie zuweilen in so grosser

Zahl vorhanden, dass sie eine fortlaufende Schicht (Fig. 1) unterhalb der oberflächlichen Cylinderzellen bilden[1]).

3. Von Bedeutung sind die Modifikationen, die das Darmepithel bei den Schwanzlurchen darbietet. — Wir haben gesehen, dass auch beim Triton die Schleimhautfläche durch zahlreiche Längsfalten bedeutend vergrössert wird (dieses Arch., Bd. XL, Taf. XIX, Fig. 9), dass die Mitosen bei ihm vorwiegend in den Fornices ihren Sitz haben, und dass eine gewisse Zahl sich in Mitosis befindender Zellen im oberflächlichen Abschnitt der Epithelschicht angetroffen wird (Fig. 16); aber wir haben auch gesehen, dass die Zahl der in der Tiefe gelegenen Mitosen und Ersatzzellen (Fig. 17) eine sehr grosse ist, so dass die Haufen junger Zellen nicht nur die Dicke der Epithelschicht vermehren (Fig. 10c), sondern auch zahlreiche epitheliale Sprossen entstehen lassen, die sich in das Bindegewebe der Schleimhaut schieben. Diese Sprossen liegen in sehr gleichmässiger Weise nebeneinander. Dies lässt sich in den Darmquerschnitten (Fig. 12 u. 13) wegen des verschiedenen Contractionszustandes des Darmes und wegen der Verschiebungen, die die Contraction in den verschiedenen Bestandtheilen der Schleimhaut hervorruft, nicht erkennen; wohl aber lässt sich dies erkennen, wenn man die Schleimhaut von ihrer innern Fläche betrachtet, nachdem man das oberflächliche Epithel entfernt hat, und zwar verfährt man dabei auf folgende Weise: man nimmt ein frisches Darmstück, spritzt mit zwei Theilen Wasser verdünnten Alkohol hinein und schliesst es mit einem Faden an beiden Enden; man lässt es so 1—2 Tage in demselben verdünnten Alkohol; sodann spaltet man es in der Länge, entfernt das oberflächliche Epithel, indem man mit einem Pinsel die Schleimhautfläche leicht bestreicht und untersucht es ohne weiteres, oder nachdem man es mit Pikrocarmin oder einem andern Mittel gefärbt hat, mit dem Mikroskop. Anstatt des Alkohols kann man auch die Müller'sche Flüssigkeit, zu gleichen Theilen mit Wasser verdünnt, gebrauchen. Bei schwacher Vergrösserung kann man die Merkmale und die Anordnung der Schleimhautfalten studiren; den Raum zwischen einer Falte und der andern

1) Dem Darmepithel des Frosches ist das der Kröte, und dem Darmepithel der Eidechse das von anguis fragilis ähnlich.

(Fig. 1 der hier beigefügten Tafel X) sieht man dann ganz von den Epithelialsprossen eingenommen, die eine Form zwischen kugelrund und polygonal haben (Fig. 1 c), im Durchmesser etwas von einander differiren, aber dieselbe gleichmässige Anordnung zeigen, die man in ähnlichen Präparaten, bei den schlauchförmigen Drüsen der Säugethiere beobachtet. Diese Sprossen bestehen constant aus vier Elementarten: aus zahlreichen jungen protoplasmatischen Epithelzellen (Fig. 2 c), zwischen denen sich einige Mitosen, einige junge Schleimzellen und einige grobkörnige Leukocyten (Fig. 2 g) finden[1]). — An den Stellen, an denen der Pinsel stärker gewirkt hat, hat er nicht nur das oberflächliche Cylinderepithel entfernt, sondern auch einige Sprossen mitgerissen; an Stelle derselben sieht man also die Höhlungen, in welchen sie enthalten waren (Fig. 2 d). Solche leere Höhlungen sind jedoch verhältnissmässig selten, weil sie an ihrer Mündung auf die Schleimhautfläche (Fig. 2 e) etwas enger sind, als im übrigen Theil und so die Elemente der Sprossen gegen die Pinselstriche, die schon das die Schleimhaut bekleidende Epithel fortgeschafft haben, gewissermaassen geschützt sind.

Ich glaube, dass diese subepithelialen Sprossen allen Schwanzlurchen eigen sind. Denn ausser beim Triton habe ich sie auch bei den anderen von mir untersuchten Schwanzlurchen gefunden, nämlich bei Salamandra maculosa, Sperlepes fuscus, Salamandrina perspicillata und beim Axolotl[2]). Die grössten hat Salamandra, die kleinsten Axolotl. Genauer gesagt misst ihr mittlerer Durchmesser 120—150 μ bei Salamandra, 70—100 μ bei Sperlepes, 50—70 μ beim Triton, 40—60 μ bei Salamandrina, 32—40 μ beim Axolotl.

1) Die Leukocyten treten besonders in den in Müller'scher Flüssigkeit, die Schleimzellen in den in Alkohol gehärteten Präparaten hervor.

2) Die Untersuchungen machte ich an Thieren, die ich der Gefälligkeit des Prof. Camerano, Direktor des Museums f. vergl. Anatomie in Turin, verdanke und die seit langer Zeit in verdünntem Alkohol conservirt worden waren. Trotz dieses, für die histologische Untersuchung der inneren Organe nicht gerade günstigen Umstandes, waren die Elemente der Epithelialsprossen doch gut erhalten; denn man konnte in derselben, ausgenommen die Sprossen bei Axolotl, noch die Mitosen und die jungen Schleimzellen erkennen; der Schleim dieser letzteren färbte sich bei Behandlung mit einer wässerigen Safraninlösung noch gelb.

Das Vorhandensein dieser seltsamen Epithelialsprossen im Darm der Schwanzlurche, die wie Drüsen aussehen aber in Wirklichkeit keine Drüsen sind, weil sie weder Lumen noch Ausführungsgang haben und kein Sekret absondern, erklärt uns die einander widersprechenden Behauptungen, die wir bezüglich des Vorhandenseins von Drüsen im Darm dieser Thiere bei den verschiedenen Autoren finden. Leydig[1]) lässt sie beim Salamander als Drüsen gelten und giebt sogar eine Zeichnung von ihnen, in welcher offenbar subepitheliale Sprossen dargestellt sind; Maria Sacchi[2]) beschreibt beim Triton Drüsenschläuche, deren Zellen von den Epithelzellen der Darmschleimhaut etwas verschieden seien; Wiedersheim[3]) schreibt, dass im Mitteldarm der Amphibien (ohne genau anzugeben ob Urodela oder Anura) zahlreiche mit Cylinderepithel ausgekleidete Lieberkühn'sche Drüsen vorhanden seien; Pfitzner[4]) spricht ebenfalls von Drüsen im Darm des Salamanders und da er in derselben zahlreiche Mitosen fand, (während er im Darmepithel keine sah) folgert er, dass die Mitosen bestimmt sind, die bei der Funktionsthätigkeit zu Grunde gehenden Zellen der Drüsen selbst zu ersetzen. Brass[5]) beschreibt bei den Salamandern und Tritonen schlauchförmige Drüsen, die zwischen den Zotten ausmünden; ja er giebt sogar eine Zeichnung, in welcher man den Ausführungsgang von einer rundlichen Drüse abgehen, das Bekleidungsepithel des Darms durchsetzen und an der Oberfläche ausmünden sieht; Paneth[6]) beschreibt und zeichnet, wie ich schon an anderer Stelle sagte, im Dünndarm des Tritons Drüsen, die zuweilen sich gabelförmig theilen und mit dem Darmepithel ähnlichen Cylinderepithel ausgekleidet sind; Heidenhain[7]) lässt beim Salamander und beim

---

1) Leydig, Histologie, pag. 361 der französischen Uebersetzung, Paris 1866.

2) Maria Sacchi, Atti della Società italiana die scienze naturali, vol. XXIX (Seite 28 des Separatabdruckes).

3) Wiedersheim, Lehrbuch der vergl. Anatomie, 2. Aufl., 1886, pag. 573.

4) Pfitzner, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XX, 1882, p. 141.

5) Brass, Kurzes Lehrb. der normalen Histologie etc. — 1888, pag. 335—36.

6) Paneth, Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXXI, pag. 174.

7) Heidenhain, Pflüger's Archiv, XLIII, Supplem., pag. 23—28.

Axolotl die Drüsen gelten, während er sie beim Frosche und beim Triton in Abrede stellt. Er meint, dass bei diesen beiden Thieren das den Lieberkühn'schen Drüsen entsprechende Organ in den zwischen den Falten gelegenen Fornices zu sehen ist.

Dass die Forscher in ihrer Meinung nicht übereinstimmen, kommt wahrscheinlich daher, dass sie den Darm in verschiedener Weise untersuchten. Diejenigen, die ihn vorwiegend an zur Schleimhaut vertical gerichteten Schnitten studirten, können leicht zu der Anschauung gekommen sein, dass er keine Drüsen besitze, denn in solchen Präparaten ist es nicht immer leicht, die Epithelialsprossen von einfachen Epithelverdickungen zu unterscheiden; oder aber sie haben hier, wie es Paneth und vielleicht auch Sacchi passirt ist, mit Cylinderepithel ausgekleidete schlauchförmige Drüsen gesehen, weil sie die Vertikalschnitte zweier nebeneinander liegenden Darmfalten mit Drüsenschläuchen verwechselten. Diejenigen hingegen, die, wie Leydig, ihre Untersuchungen am gespalteten und ausgebreiteten Darm vorgenommen haben, dessen Schleimhaut also gegen den Beobachter gerichtet war, haben hier Drüsen gesehen, indem sie durch die Aehnlichkeit des Bildes mit dem vom Darm der Säugethiere dargebotenen getäuscht wurden; sie haben nicht den Unterschied in der Struktur zwischen den Epithelialsprossen der Urodela und den wirklichen schlauchförmigen Drüsen bemerkt.

4. Das Darmepithel kann uns endlich eine weitere Modifikation darbieten: die Bildung wirklicher schlauchförmiger Drüsen. — Was die Bedeutung dieser Drüsen anbelangt, so glauben wir auf Grund unseres Studiums derselben bei den Säugethieren die Meinung Derjenigen verwerfen zu müssen, die da annehmen: dass diese Drüsen in Struktur, Funktion und genetischer Beziehung unabhängig vom Bekleidungsepithel des Darms sind. Denn wenn wir die Zellen der Drüsen-Blindsäcke und des Bekleidungsepithels miteinander vergleichen, finden wir allerdings bedeutende Unterschiede zwischen ihnen: die ersteren sind kleiner, haben weniger deutliche, seitliche Umrisse, ein helleres Protoplasma, einen mehr nach der Basis gerückten Kern, und ermangeln des charakteristischen gestrichelten Saums. Aber diese Unterschiede vermögen noch nicht darzuthun, dass sie verschiedener Natur sind; denn viel grössere Unterschiede sind z. B. zwischen den Zellen des Malpighi'schen Netzes und

jenen der Hornschicht der Epidermis vorhanden, und trotzdem zweifelt doch Niemand daran, dass diese von jenen abstammen. Dagegen muss man in Betracht ziehen: 1. dass man in allen Drüsen constant eine stufenweise erfolgende Umbildung von den Zellen des Blindsacks zu den Zellen des Bekleidungsepithels beobachtet; noch nie habe ich in einer Drüse einen unvermittelten Uebergang von jenen zu diesen gesehen, noch nie habe ich z. B. des gestrichelten Saums entbehrende Zellen neben solchen mit einem gestrichelten Saum von bedeutender Dicke liegen sehen; 2. dass die Umbildung schon in der Tiefe der Drüse ihren Anfang nimmt, so dass das Epithel in manchen Drüsen (Drüsen des Mastdarms und des Duodenum beim Hunde) schon gegen deren Mitte die ausgeprägtesten Merkmale (den gestrichelten Saum nicht ausgeschlossen) des Bekleidungsepithels angenommen hat[1]). Bei diesen Drüsen ist also mehr als die Hälfte des Schlauchs mit Zellen ausgekleidet, die ganz und gar dem Typus des Darmepithels angehören; 3. dass bei den den Darm bekleidenden Zellen nie auf direkte oder indirekte Theilung hindeutende Anzeichen gefunden werden; da sich nun diese Zellen beständig abschuppen, so kann man ihren Regenerationsherd nur im Epithel der schlauchförmigen Drüsen suchen, die in der That an Mitosen sehr reich sind; 4. dass in den schlauchförmigen Drüsen zahlreiche Schleimzellen vorhanden sind, die im Blindsack entstehen und, allmählich weiter rückend und sich modificirend, den ganzen Schlauch durchlaufen, bis sie an die Oberfläche der Schleimhaut gelangen. Nunwohl, da die Schleimzellen weiterrücken, müssen dies auch die zwischen ihnen liegenden Protoplasmazellen thun.

Diese Thatsachen, die ich in einer nunmehr seit 5 Jahren fortgeführten Reihe Untersuchungen bei verschiedenen Thieren festgestellt habe, bestärken mich immer mehr in der schon im Jahre 1887 in der Sitzung vom 20. September des Aerzte-Congresses zu Pavia[2]) von mir ausgesprochenen Meinung, nach wel-

---

1) In den schlauchförigen Duodenaldrüsen des Menschen sah Schaffer (Sitzgs.-Ber. der Wiener Akademie, Mathemat.-naturw. Klasse, Bd. C, Abth. III, 1891, Sitzung vom 3. Dec. 1891, S. 25) die Zellen mit gestricheltem Saum bis fort zum blinden Ende gelangen.

2) Atti del Congresso medico di Pavia, vol. I, pag. 133.

cher „das Vorhandensein zahlreicher Mitosen in den Galeati'schen (Lieberkühn'schen) Drüsen, in den Uterusdrüsen und in den Magengrübchen seine Erklärung darin findet, dass diese scheinbaren Drüsen als einfache Einstülpungen eines in beständiger physiologischer Abschuppung sich befindenden Bekleidungsepithels betrachtet werden können. Die beständige Regeneration findet nun nicht an der Stelle statt, an welcher sich die grösste Funktionsthätigkeit des Epithels kundthut, nämlich an der freien Oberfläche, sondern eben in diesen drüsenartigen Gebilden“ [1]).

Im Darm der Säugethiere stellen also die schlauchförmigen Drüsen, wenn sie auch bei der schleimabsondernden Funktion mitwirken, doch eigentlich mehr den Regenerationsherd für das die freie Oberfläche der Schleimhaut bekleidende Epithel dar. Die durch Mitosis im Schlauche entstandenen Zellen rücken, mit ihrem untern Ende auf der Membrana propria der Drüse hinstreichend, weiter und gelangen so allmählich bis zur Oberfläche der Schleimhaut.

Gegen die Annahme dieses Princips könnte man folgende Einwendung machen: wenn das Epithel des Darms von dem vorrückenden Epithel seiner Drüsen herrührte, müsste das numerische

1) Diese meine Meinung wurde von Grassi gebilligt, der in derselben Sitzung (l. c.) nach mir sprach und sich auf Untersuchungen, die er am Darm der Chaetognaten vorgenommen, stützte. Sie war jedoch Heidenhain noch nicht bekannt, als er in seiner oben citirten Arbeit über die Schleimhaut des Dünndarms, die im darauffolgenden Jahre, und genauer gesagt am 20. August 1888 veröffentlicht wurde, eine ähnliche Meinung, aber in sehr unentschiedener Weise, aussprach. — Patzelt (Sitzgsber. der Wiener Akad. Bd. LXXXVI, Abth. III, pag. 145, 1882) schloss aus Untersuchungen, die er über die Entwicklung der Schleimhaut des Dickdarms vorgenommen, dass beim Embryo des Schweins, der Katze und des Menschen das Epithel der Darmschleimhaut von Brutzellen abstamme, die sich im Blindsack der schlauchförmigen Drüsen finden. Er dehnte seine Untersuchungen jedoch nicht auf den ausgewachsenen Darm aus. Und da er ausserdem die Gewebe in Müller'scher Flüssigkeit (die sich zur Nachweisung der Mitosen nicht eignet) gehärtet hatte, lassen seine Schlüsse, wie auch er selbst zugiebt, Zweifel zu. Sie sind aber auch, soweit sie sich auf den Embryo beziehen, nicht ganz genau; so behauptet er z. B., dass die Wucherung nur am blinden Ende stattfinde und dass jeder Beweisgrund fehlt um anzunehmen, dass sie sich auch auf den übrigen Theil der Drüse ausdehnen könne.

Verhältniss zwischen Schleim- und Protoplasmazellen bei beiden Epithelien das gleiche sein; dies ist aber nicht der Fall: Das Drüsenepithel ist viel reicher an Schleimzellen als das Darmepithel. — Dieser anscheinende Widerspruch erklärt sich leicht. Ich lasse ausser Betracht, dass die Verminderung der Schleimzellen eine Folge davon sein könnte, dass sie eine kürzere Lebensdauer haben als die Epithelzellen und also zu Grunde gehen, ehe sie die freie Oberfläche des Darms erreicht haben. Von grösserem Belang ist die Thatsache, dass die Mitose der Schleimzellen, wie man dies sehr gut in den Rectumdrüsen des Hundes beobachtet, ausschliesslich am blinden Ende stattfindet, während die Mitose der Protoplasmazellen weiter nach oben rückt, in der ganzen Länge des Drüsenschlauchs stattfinden kann; ja, bei einigen Drüsen (z. B. bei den Colondrüsen des Kaninchens) befindet sich der Hauptherd der Mitosen in der Nähe der Drüsenmündung. Hiernach wird man leicht begreifen, dass je mehr wir uns dem Darmepithel nähern, die Zahl der Schleimzellen verhältnissmässig immer mehr abnehmen muss.

Wenn beim Darm das Bekleidungsepithel aus den schlauchförmigen Drüsen herstammt, darf man doch nicht glauben, dass das Gleiche für jedes andere ebenfalls mit schlauchförmigen Drüsen in Zusammenhang stehende einfache Cylinderepithel gilt. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man das Uterusepithel untersucht. Die schlauchförmigen Drüsen sind hier ebenfalls an Mitosen reich, und sicherlich entstehen, wenn das Uterusepithel durch irgend einen Process zu Grunde gegangen, aus ihnen die Elemente des neuen Epithels. Aber diesen Fall gänzlichen Zugrundegehens ausgenommen, besitzt das Uterusepithel auch in sich selbst die Elemente zu seiner Regeneration; denn in veränderlicher Zahl, je nach den verschiedenen Thätigkeitsperioden des Uterus, zuweilen aber in sehr grosser Zahl, trifft man auch in der Epithelbekleidung des Uterus in Mitosis sich befindende Epithelzellen an. Die Fig. 7a und b auf der hier beigefügten Tafel X zeigt sie uns beim ausgewachsenen Meerschweinchen.

II. Die Schleimzellen.

Aus meinen Untersuchungen habe ich bezüglich des Lebens der Schleimzellen interessante Resultate erhalten. Wenn ich nicht

irre, lösen sie einige Fragen, die auch in neuester Zeit die Beobachter sehr beschäftigt haben.

Beiläufig muss ich bemerken, dass das Sekret der von mir untersuchten Schleimelemente mir immer jene granulöse Struktur gezeigt hat, die von F. E. Schulze, Langley, Paneth und Anderen in ihnen nachgewiesen wurde. Die Körnchen, die im frischen Zustande sichtbar sind, werden (mit seltenen Ausnahmen) durch zweitägige Härtung in Pikrinsäure und besonders in Herrmann'scher Flüssigkeit gut erhalten. — Zwischen den Körnchen liegt eine Substanz, die wegen der kugelrunden Form derselben wie ein Netzwerk mit circulären Maschen gestaltet sein muss (dieses Archiv Bd. XL, Taf. XIX, Fig. 14c) und die sich im tiefen Theil der Zelle in das den Kern umgebende Protoplasma fortsetzt.

Die Diskussionen hinsichtlich der Schleimzellen betreffen besonders zwei Fragen: die Beziehungen zwischen ihnen und den Zellen des protoplasmatischen Darmepithels und die Art und Weise, wie sich die Schleimsekretion vollzieht.

Was die erstere Frage anbetrifft, so wurde ehemals von Einigen behauptet, dass die Schleimzellen (Becherzellen) nur das Produkt einer künstlichen Veränderung der gewöhnlichen Epithelzellen seien, die in grossem Maassstabe nach dem Absterben des Gewebes und besonders unter dem Einflusse einiger Reagentien, z. B. der Müller'schen Flüssigkeit, stattfände (Doenitz, Lipsky, Erdmann, Sachs u. s. w.). Nachdem dann die wirkliche Existenz der Schleimzellen nachgewiesen wurde, forschten Viele nach dem Ursprung derselben. Ich werde mich hier mit der Geschichte des Gegenstandes nicht beschäftigen; denn erst vor Kurzem hat sie Paneth eingehend behandelt[1]). Nur bemerken will ich, dass die Mehrzahl der Forscher zu der Anschauung kam, dass die Schleimzellen das Produkt einer Transformation der gewöhnlichen Cylinderzellen des Darms sind; diese beginnen damit, Schleim nach ihrem freien Ende abzusondern, sodann fällt der gestrichelte Saum ab und das Schleimklümpchen ergiesst sich in den Darm (Knauff, Basch, Edinger, Klein, Hebold, Leydig, Patzelt, List, Paneth, Stöhr, Schaffer).

1) Paneth, Dieses Archiv XXXI, pag. 146.

Was die letztere Frage anbetrifft, so gehen nach Einigen die Schleimzellen nach Elimination ihres Sekrets zu Grunde und schuppen sich ab; nach Andern hingegen produciren sie nach Ausleerung des Schleims neuen Schleim oder verwandeln sich in gewöhnliche Epithelzellen.

Diese Fragen konnten bis jetzt nicht gelöst werden, und der Grund davon ist der, dass man die Schleimzellen, da noch nicht bekannt war, dass sie während ihrer Entwicklung sich verrücken, nur in einem Theil des Epithels studirte, der gewöhnlich der die freie Oberfläche des Magens oder des Darms bekleidende Theil war, und das Studium gewöhnlich darin bestand, die in Rede stehenden Zellen bezüglich des Aussehens mit einander zu vergleichen, das sie in diesem Theile je nach den verschiedenen Funktionszuständen der Schleimhaut darbieten. Diese Methode konnte natürlich nicht zum Ziele führen, weil sie nur Elemente eines und desselben Alters darbot, ja, wenn es sich um das Bekleidungsepithel handelte, nur Elemente im letzten Stadium ihres Daseins.

Viel befriedigender waren die Resultate, die ich erhielt, indem ich die Schleimzellen in den verschiedenen Theilen des Epithels und bei mehreren Thieren untersuchte. Behandeln wir die beiden Fragen gesondert:

1. Bei den Thieren, bei denen die Verhältnisse einfacher sind, wie beim Frosche, sieht man schon, dass die Schleimzellen von jungen, in der Tiefe des cylindrischen Bekleidungsepithels gelegenen Elementen abstammen (auf der hier beigefügten Tafel VII, Fig. 5b). Dass diese Elemente wirklich Schleimelemente sind, wird durch die Struktur und Reaktion ihres Sekrets bewiesen, und dass sie jung sind, geht daraus hervor, dass sie ringsum von jungen Epithelzellen eingeschlossen sind, und dass ihr Sekret noch nicht ausgeschieden werden kann, da noch die Mündung auf die Oberfläche des Epithels fehlt.

Beim Triton (wie bei den anderen untersuchten Urodela) liegen die jungen Schleimzellen sowohl in der Tiefe des Bekleidungsepithels als in den Epithelialsprossen, die dieses in die Schleimhaut sendet (dieses Archiv Bd. XL, Taf. XIX, Fig. 13cc und Fig. 15). Bei diesem Thiere kann man die in den verschiedenen Stadien ihres Daseins stattfindenden

morphologischen und chemischen Veränderungen (dieses Archivs Bd. XL, Taf. XIX, Fig. 14 a b c) leicht studiren, von der Periode an, in welcher die Zellen, rundlich gestaltet und ohne Mündung, sich noch an der Stelle befinden, wo sie entstanden, bis zu der Periode, in welcher sie (nachdem sie, im Epithel höher hinaufrückend und länger werdend, sich eine Mündung auf die Oberfläche verschafft haben) allmählich auf den Kamm der Falten gelangen, wo sie dann ihr Dasein beschliessen.

Bei den Säugethieren endlich finden wir im Bekleidungsepithel keine Spur mehr von jungen Schleimzellen; dieselben liegen im tiefsten Theil des Blindsacks der schlauchförmigen Drüsen. Dies wird durch die Thatsache bewiesen, dass in diesem Abschnitt der Drüsen (und zwar nur in diesem Abschnitt) sich in karyokinetischer Theilung begriffene Schleimzellen befinden. Dies hatte ich schon bei den Colondrüsen des Kaninchens bemerkt (dieses Arch. Bd. XXXIII, Taf. XV, Fig. 12), dies konnte ich noch besser bei den Rectumdrüsen des Hundes constatiren (dieses Arch. Bd. XL, Taf. XVIII, Fig. 2, 4). Diese Mitosen unterscheiden sich ganz deutlich von den Mitosen des protoplasmatischen Epithels, und zwar besonders dadurch, dass sie schon Schleimsekret enthalten, was sich sehr gut in den oben angeführten Figuren erkennen lässt, in denen die Schleimsubstanz durch ihre charakteristische Färbung deutlich hervortritt.

Ein ähnlicher Process findet bei der Erzeugung der die Magenschleimhaut bekleidenden Schleimzellen statt. Auch hier finden wir im oberflächlichen Epithel nie in Mitosis stehende Zellen. Untersuchen wir aber das Epithel des obern Theils der Drüsenhälse und des tiefen Theils der Magengrübchen, so finden wir zahlreiche Mitosen, die sicherlich den Schleimelementen angehören, da sie schon Schleimsekret enthalten (auf der hier beigefügten Tafel VII, Fig. 6 c, d, e).

Für die Schleimzellen giebt es also specielle Erzeugungsherde, die, wie bei den Batrachiern in der Tiefe der Epithelschicht (eventuell der von ihr ausgehenden Sprossen), so bei den Säugethieren im Blindsack der schlauchförmigen Drüsen ihren Sitz haben. Von hier abgehend und dem Schlauch entlang allmählich weiterrückend, gelangen sie zuletzt auf die Oberfläche der Schleimhaut. —

Mit diesem Grundprincip finden sich die Veränderungen, die ich im Schleimsekret stattfinden sah, in vollständiger Uebereinstimmung. Dieselben traf ich bei allen von mir untersuchten Thieren an, aber nirgends ausgeprägter als bei den Rectumdrüsen des Kaninchens und den Duodenaldrüsen der Maus.

Beim Kaninchen färben sich die jüngsten (am blinden Ende gelegenen) Zellen wenig mit Vesuvin, fast gar nicht mit Methylgrün; je weiter nach oben wir dagegen im Drüsenschlauch gehen, wird ihre Färbung immer intensiver (dieses Arch. Bd. XXX, Taf. XV, Fig. 1). Und ebenso sehen wir, wenn wir ein Präparat mit Alkohol oder Essigsäure behandeln, dass die Schleimzellen, vom blinden Ende nach der Drüsenmündung, immer glänzender werden. Das will sagen, dass je höher hinauf sie im Drüsenschlauch liegen, ihr Sekret immer reicher an jenem Bestandtheil wird, der der Essigsäure widersteht und grosse Affinität mit den Farbstoffen hat. — Diese fortschreitende Modifikation ist so regulär und konstant, dass sie für sich allein (auch ohne den vorhin beschriebenen die Mitosen betreffenden Befund) genügen könnte, uns eine fortschreitende Evolution und ein Hinaufrücken der Schleimzellen vom blinden Ende nach der freien Schleimhautfläche annehmen zu lassen; denn auf andere Weise liesse sie sich nicht erklären[1]).

Bei den Duodenaldrüsen der Maus treten die Modifikationen noch deutlicher hervor. Im Blindsack liegen Zellen, die grosse glänzende, mit Safranin intensiv sich färbende Körnchen absondern (dieses Arch. Bd. XL, Taf. XIX, Fig. 1, 3, 7); weiter oben liegen Zellen, in denen sich noch solche Körnchen vorfinden, die jedoch viel kleiner sind; und mit diesen zusammen finden sich grössere, blassere, mit Safranin wenig, mit Hämatoxylin intensiv sich färbende, nämlich aus Schleimsubstanz bestehende Körnchen (Fig. 6b); noch weiter oben und bis zur Oberfläche der Schleimhaut verschwinden die safraninophilen Körnchen gänzlich, und die Zellen erzeugen nur noch aus wirklicher Schleimsubstanz bestehende Körnchen. — Hier also ist der Unterschied in der Beschaffenheit der abgesonderten Substanz ein derartiger, dass man

1) Diese fortschreitende Modification der Schleimzellen vom blinden Ende bis zur Drüsenmündung wurde neuerdings von Schaffer (l. c.) bei den Drüsen des Menschen bestätigt.

beim ersten Blick geneigt sein könnte, die beiden Zellenformen als zwei verschiedenen Typen angehörend zu betrachten; und dies ist denn auch die Meinung, zu welcher die Forscher, die sie vor mir untersucht haben, kamen. Dass es sich um die Entwicklung eines einzigen Zellenelements handelte, konnte ich erst feststellen als es mir gelang, Zellen aufzufinden, die gleichzeitig Körnchen von beiden Arten enthielten.

Wenn nun die Existenz und der Sitz der Schleimzellen-Mitosen und die Veränderungen, welche die von ihnen abgesonderte Substanz aufweist, höchst wichtige Merkmale sind, weil sie uns darthun, dass die Zellen eine fortschreitende Entwicklung durchmachen und sich auf der sie tragenden Fläche verrücken, so können wir doch nicht das Gleiche sagen von ihren Veränderungen in Grösse und Form. Allerdings haben wir gesehen, dass im Allgemeinen die jungen Zellen kleiner sind als die ausgewachsenen, und bei den verschiedenen Drüsen haben wir, je nach den von den Zellen in ihnen eingenommenen Stellen, Unterschiede wahrgenommen (dieses Arch. Bd. XXXIII, Taf. XV, Fig. 1, 3, 4, 5 — Bd. XL, Taf. XVIII, Fig. 2, 3, 6 u. s. w.). Aber diese Unterschiede, wenn sie auch bei einer und derselben Drüse konstant und charakteristisch sind, lassen doch keine Schlussfolgerungen auf die Entwicklung der Drüsenzellen zu; denn sie hängen nicht nur von der Art und Weise ab, wie sich die Thätigkeit der Zellen selbst kundgibt, sondern auch von dem Druck, den die umliegenden Zellen auf sie ausüben, sowie von der Schnelligkeit, mit welcher die Schleimsubstanz ausgeschieden werden kann. Man begreift z. B., dass straff mit Sekret gefüllte Zellen, wie die an der Mündung der auf Taf. XV, Fig. 5, Bd. XXXIII gezeichneten Rektumdrüse gelegenen, schmale becherförmige Zellen (a) werden können, sowohl desshalb, weil die Menge der Schleimsubstanz in ihnen abnimmt, als auch, weil ihr Inhalt durch den von den umliegenden protoplasmatischen Zellen auf sie ausgeübten Druck herausgepresst wird. So werden beim Colon vom Kaninchen die Schleimzellen (obgleich sie, solange sie sich in den Drüsen finden, alle die gleiche Form haben), sobald sie in's Bekleidungsepithel gelangt sind, schmal und lang wenn sie auf den Gipfel der Papillen, breit und dick dagegen (Bd. XXXIII, Tafel XV, Fig. 15) wenn sie in die interpapillären Fornices zu liegen kommen. — Desshalb halte ich das Studium der Form der Schleimzellen bei

Erforschung ihres Ursprungs und ihrer Funktionalität für minder wichtig.

2. Was die zweite Frage anbetrifft, nämlich die Art und Weise wie die Schleimzellen funktioniren, so kann ich mit jenen Forschern nicht übereinstimmen, die annehmen, dass dieselben, sobald sie ein Schleimklümpchen abgesondert und in das Drüsenlumen oder auf die Darmoberfläche entleert haben, aufhören zu funktioniren und sich abschuppen oder sich in gewöhnliche Epithelzellen verwandeln.

Die Schleimzellen funktioniren von Beginn ihres Daseins an, d. h. auch schon dann, wenn sie aus der Mitose einer präexistirenden Zelle ihren Ursprung nehmen; sie ergiessen ihr Sekret in das Drüsenlumen, wenn sie noch im Blindsack der Drüse liegen (Bd. XXXIII, Taf. XV, Fig. 1 — Bd. XL, Taf. XVIII, Fig. 2A, 3Ba. — Taf. XIX, Fig. 6b u. s. w.) und fahren fort, Sekret abzusondern auf dem ganzen Wege, den sie den Wänden des Schlauchs entlang zurücklegen und wenn sie an die freie Oberfläche des Darms gelangt sind. Ihre Funktionsthätigkeit wird je nach den Bedingungen, in denen sich die Schleimhaut, der sie angehören, befindet, eine mehr oder weniger grosse sein; aber dass sie alle funktioniren, erhellt daraus, dass man in den Präparaten ein Schleimtröpfchen aus ihrem freien Ende austreten (Bd. XL, Taf. XVIII, Fig. 2A etc.) oder ihr Sekret sich direkt in das das Lumen von einem zum andern Ende der Drüse ausfüllende Sekret fortsetzen sieht (Bd. XXXIII, Taf. XV, Fig. 1. — Bd. XL, Taf. XVIII, Fig. 2B etc.)[1]).

1) Das habe ich schon im Jahre 1888, im I. Theil dieser Arbeit, dargelegt. Nunwohl, Stöhr lässt mich in seinem sorgfältig ausgearbeiteten Bericht über das Darmepithel (Merkel und Bonnet, Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1892, pag. 178), an der Stelle, wo er vom ersten Theile meiner Arbeit spricht, sagen: dass die Schleimzellen, solange sie sich in der schlauchförmigen Drüse finden, nur Sekret in sich aufspeichern, das sie erst ausleeren, wenn sie an die Oberfläche der Schleimhaut gelangen, „sodass jede Becherzelle nur einmal sezerniren kann". — Aus dem, was ich oben gesagt habe, erhellt, dass der verehrte Herr College mich nicht ganz richtig verstanden hat. Vom Texte ganz abgesehen, habe ich in Fig. 1 der meiner 1. Mittheilung beigefügten Tafel das Drüsenlumen bis zum blinden Ende mit Schleim angefüllt gezeichnet, und mehrere Schleimzellen in der Drüse dargestellt, die mittelst eines Schleimfadens in Continuität mit dem im Lumen enthaltenen Schleimsekret sind.

Da nun die Schleimzellen je nach ihrem verschiedenen Alter (das von der verschiedenen Höhe, in der sie im Drüsenschlauch liegen, angedeutet wird) Schleimsubstanz von etwas verschiedener Beschaffenheit sezerniren, so zeigt auch der im entsprechenden Drüsenlumen enthaltene Schleim eine entsprechende verschiedene Zusammensetzung; mit Safranin z. B. färbt er sich in den Blindsäcken viel weniger gelb als gegen die Drüsenmündung.

Aus dem Obengesagten geht hervor, dass die Schleim- und die Protoplasma-Zellen zwei gänzlich von einander verschiedene Zellentypen sind. —

Ich vermag nicht zu sagen, und es wäre auch nicht leicht festzustellen, ob jene schleimhaltigen Mitosen, die sich in den Blindsäcken finden, nicht ihrerseits von indifferenten Elementen abstammen, die sie gemeinschaftlich mit den Protoplasmazellen zu Stammeltern haben. Es wäre ja möglich, dass diese indifferenten Elemente, indem sie sich lebhaft vervielfältigen, Generationen von Elementen schaffen, die, ihrerseits sich weiter vermehrend, zwei auseinandergehende Wege einschlagen und einerseits Protoplasmazellen, andererseits Schleimzellen bilden. Zu Gunsten dieser Annahme hätten wir einen Beweisgrund der Analogie: im Darm des Embryos sind nur Protoplasmazellen vorhanden, die Schleimzellen müssen also aus einer später stattfindenden Differenzirung einiger derselben hervorgehen. — Ich lasse diese Frage hier bei Seite. — Was zu behaupten ich mich berechtigt glaube, ist, dass von dem Augenblick an, wo sie anfangen ihre specifischen Merkmale aufzuweisen (und bei den Schleimzellen haben wir gesehen, dass dies schon während sie noch in Mitosis begriffen sind geschieht), die beiden Zellenformen, obgleich sie nahe bei einander leben und zusammen vom blinden Ende der Drüse nach der Darmoberfläche rücken, keine genetischen Beziehungen mehr mit einander haben. Bei der langen Reihe von Untersuchungen, die ich unternommen, habe ich nie etwas gesehen, das mir gestattete, anzunehmen, dass eine ausgewachsene Epithelzelle sich in eine Schleimzelle umbilden könne, oder umgekehrt.

Zwar hat neuerdings Schaffer (l. c. pag. 37), wie vorher schon Paneth und Andere, Uebergangsformen beschrieben, dargestellt von Zellen, die, obgleich mit jenem für das protoplasmatische Epithel charakteristischen gestrichelten Saum versehen, ein

Schleimklümpchen enthielten, und sie als Stütze zu seiner Anschauung benutzt, dass nämlich die Epithelzellen sich in Schleimzellen umbilden, und diese, nach Aussonderung des Schleims, sich wieder in Epithelzellen zurückbilden können. Aber meine Untersuchungen erlauben mir anzunehmen, dass es sich bei der von Schaffer gesehenen Figur um eine Schleimzelle handelte, welcher er den einer darunter oder darüber gelegenen Protoplasmazelle angehörenden gestrichelten Saum zuertheilt hat.

Ebenso behaupten einige Forscher, wie Paneth (l. c. p. 123), Hoyer (dieses Arch. XXXVI, pag. 334), Hanau (Zeitschr. für Biologie, XXII, pag. 229) und Schaffer (l. c. pag. 38), dass der Darm verschiedener zu einer und derselben Species gehörenden Thiere je nach den Bedingungen, in denen er sich befindet, eine verschiedene Zahl von Schleimzellen darbieten kann; und so sah z. B. Paneth diese Zellen bei hungernden Mäusen in viel grösserer Menge als bei wohlgenährten; und aus dieser Thatsache sowie aus jener andern, dass sie unregelmässig zwischen den Protoplasmazellen zerstreut liegen, ziehen diese Forscher den Schluss, dass sie nicht Elemente sui generis sind, sondern intra vitam ihren Ursprung aus den gewöhnlichen Epithelzellen nehmen.

Diesem Beweisgrund gegenüber kann ich nur auf das hinweisen, was ich bezüglich des Rectum von pilokarpinisirten Kaninchen sagte; trotzdem die Schleimzellen hier durch die länger andauernde und gezwungene Funktionsthätigkeit in ihrer Struktur bedeutend verändert waren, konnte man sie doch noch gut erkennen, und blieben sie sowohl in der Zahl als in der Anordnung normal. Ich habe meine vielen Präparate von neuem untersucht und finde an dem, was ich vor 5 Jahren aus ihnen gefolgert habe, nichts zu ändern.

Das verschiedene Resultat, das die obengenannten Forscher erhalten haben, kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden: 1. in den von ihnen bearbeiteten Schleimhäuten hatten die Schleimzellen einen grossen Theil ihres Sekrets ausgeleert, und deshalb liessen sie sich schwer von den Protoplasmazellen unterscheiden. Man konnte meinen, sie haben an Zahl abgenommen, während eine Untersuchung mit besseren Färbungsmethoden sie in normaler Zahl nachgewiesen haben würde; 2. es ist möglich, dass aus Versehen Darmabschnitte mit einander verglichen wurden, die sich nicht in der gleichen Entfernung vom

Pilorus befinden; denn es ist ja bekannt, dass die Zahl der Schleimzellen gegen das Rectum hin eine grössere ist als gegen den Zwölffingerdarm hin; 3. endlich kann es sein, dass in jenen Fällen, in denen die Schleimhaut (experimentell, durch Parasiten etc.) entzündet ist, wirklich eine Modifikation in der Zahl der Zellen existirt. Denn die Schleimzellen vermehren sich nur im Blindsack, während die Protoplasmazellen auch an höheren Stellen der Drüse Mitosen aufweisen; ja zuweilen befindet sich ihr Haupterzeugungsherd, wie beim Colon vom Kaninchen, in der Nähe der Drüsenmündung. In diesen Fällen wird man, je nachdem der Reiz vorwiegend den obern oder den untern Drüsenabschnitt betrifft, im oberflächlichen Epithel eine relative Vermehrung der Protoplasma- oder der Schleimzellen haben.

Anhang.

Ueber die Anwesenheit von Bakterien in den Rektumdrüsen und in den Magendrüsen des Hundes.

Am Ende des Kapitels, das von den Rektumdrüsen des Hundes handelt (dieses Archiv, Bd. XL), habe ich der Bacillen Erwähnung gethan, die sich gewöhnlich in deren Lumen befinden. Diese Bacillen sind sehr zahlreich, alle von gleichem Aussehen und gewöhnlich zu einem Bündel angeordnet, das, leicht undulirt, das ganze Lumen durchläuft und nicht selten bis zum blinden Ende gelangt. Die Bacillen nehmen vorherrschend den Axentheil des Lumens ein; sie scheinen vom Drüsenepithel fern gehalten zu werden durch den Schleim, den dieses letztere sezernirt (Fig. 3 der hier beigefügten Tafel X). An den Drüsenmündungen vermischen sie sich mit den anderen zahlreichen Bakterienarten, die im Darm sich aufhalten. Diese Bacillen haben eine Länge von 3—6 μ und sind 0,75 μ dick. Ihre Enden sind etwas dünner und wenn sie gefärbt sind, lassen sie in ihrem Innern kleine ungefärbte Strecken erkennen. — Ich erhielt gute Färbungen mit Safranin und conservirte die Präparate, indem ich sie in Alkohol und Canadabalsam brachte oder die Safraninlösung direkt durch eine wässerige Zuckerlösung ersetzte.

Noch merkwürdiger sind Spirillen, die ich konstant im Magen des Hundes fand und die nicht nur zahlreich in der die Schleimhaut bedeckenden Schleimschicht vorkommen, sondern

auch in das Lumen der Drüsen sowohl des Pilorus als des Magengrundes dringen und zuweilen bis zum blinden Ende gelangen. Diese Spirillen sind äusserst dünn, haben eine Länge von 3—8 μ und machen 3—7 Windungen. Sie färben sich intensiv mit in Anilinwasser aufgelöstem Fuchsin oder Safranin und darauffolgender Waschung in Alkohol. Sie entfärben sich bei Anwendung der Gram'schen Methode. In den tiefen Theilen der Drüse sind sie gewöhnlich in geringer Zahl vorhanden; in den oberflächlichen dagegen in reichlicherer Menge, sodass sie mitunter, neben oder hinter einander gelagert, eine Art Bündel bilden, das in der Axe des Drüsenlumens liegt.

Auch bei den Drüsen des Magenfundus, obgleich sie ein so enges Lumen haben, können die Spirillen zuweilen bis zum blinden Ende der Drüse gelangen. Das ist jedoch nicht bei allen Thieren der Fall. Von 6 Hunden, die ich nebenbei auch darauf hin untersuchte, wiesen 2 bis zum Blindsack die Spirillen auf; bei 4 blieben sie auf die oberflächliche Hälfte oder das letzte obere Drittel des Lumens beschränkt.

Interessanter ist die Beziehung, die zwischen den Spirillen und den Belegzellen oder, genauer gesagt, den den Drüsenhals auskleidenden Belegzellen existirt. Bei allen Hunden, die ich darauthin untersuchte, fand ich, dass eine ziemlich grosse Zahl dieser Belegzellen des Drüsenhalses in ihrem Protoplasma 1—4 und mehr Spirillen enthielt (Fig. 4 auf Tafel X). Bald scheinen die Spirillen direkt vom Protoplasma umgeben, bald finden sie sich in Vacuolen. Bei vielen Belegzellen sieht man, wie die Spirillen direkt vom Drüsenlumen in sie eindringen und im Zellenkörper einen Hohlraum erzeugen, der in breiter Verbindung mit dem Drüsenlumen steht. Dieser Hohlraum kann so gross sein, dass der Kern gegen die Basis der Zelle gedrückt wird und das Protoplasma nur noch eine dünne peripherische Schicht darstellt (Fig. 5). — Auffallend ist, dass ich Spirillen auch in den im Cylinderepithel der Magenschleimhaut liegenden Belegzellen angetroffen habe, die doch mit dem Drüsenlumen in keiner Beziehung mehr stehen (Fig. 6).

Ich glaubte diese Thatsache, über die ich in der Sitzung vom 18. März 1892 der Akademie f. med. Wissensch. in Turin eine kurze Mittheilung machte, hier anführen zu müssen, weil dies, soviel ich weiss, das zweite Beispiel von Anwesenheit von

Bakterien in lebenden Elementen ganz gesunder Thiere ist. Das erste wurde gleichzeitig von mir und von Ribbert entdeckt und es betrifft das normale Vorhandensein von Bacillen in den Zellen der Lymphfollikel des Kaninchendarms. Zwischen den beiden Fällen ist also, auch abgesehen von der verschiedenen Bakterienart, dieser Unterschied, dass beim Kaninchen die Bacillen in Elementen mesodermalen Ursprungs sich finden, von denen sie wahrscheinlich verschlungen wurden, während beim Hunde die Spirillen in Zellen entodermalen Ursprungs angetroffen werden, in welche sie wahrscheinlich von selbst eingedrungen sind.

Erklärung der Figuren.

Tafel VII.

Darm der Eidechse.

Fig. 1. Epithel eines Fornix (Pikrinsäure, Vesuvin, Zuckerlösung) 640 d. — Unterhalb der Cylinderzellen sieht man eine Lage Ersatzzellen.

Fig. 2. Epithel nahe dem Gipfel einer jener hohen Falten, die sich im vordern Darmabschnitt befinden (Alkohol, Safranin, Zuckerlösung). 640 d. — Man sieht eine Schleim- und mehrere Protoplasmazellen.

Fig. 3. A Darmepithel schräg durchschnitten, derart, dass man die Frontalansicht einer Schicht Ersatzzellen hat, zwischen denen sich vier Mitosen finden. 640 d. — B zwei Mitosen desselben Präparats in etwas stärkerer Vergrösserung (Zeiss Apochr. 1,5 mm). Eine Zelle ist im Aequatorialplattenstadium und lässt deutlich die achromatische Spindel erkennen; bei der andern ist die Theilung fast eine vollständige, aber die beiden Tochterzellen werden noch durch ein Bündel von fils connectifs zusammen gehalten.

Fig. 4. Verticalschnitt des im tiefsten Theil eines Fornix gelegenen Epithels (Alkohol, Hämatoxylin, Damarharz). 380 d. — Man sieht eine oberflächliche Mitose.

Darm vom Frosche.

Fig. 5. Schnitt des Rektumepithels an der Basis einer Falte (Pikrinsäure, Safranin, Zuckerlösung). 420 d. — a ausgewachsene Schleimzelle, b junge Schleimzelle, c protoplasmatische Ersatzzelle, dd durch Leukocyten erzeugte Hohlräume, von denen einer noch einen Leukocyten enthält.

Magen vom Hunde.

Fig. 6. Querschnitt von Drüsen des Magenfundus (Hermann'sche Flüssigkeit, Safranin, Hämatoxylin). 420 d. — a u. b Schnitte des Drüsenhalses, hier sieht man in den Hauptzellen den Kern gegen die Peripherie gedrückt. In b gewahrt man schon eine Protoplasmazellen-Mitose. — c Schnitt eines Sammelganges; in der Nähe einer Belegzelle befindet sich eine Schleimzellen-Mitose. — d Schnitt vom Boden eines Magengrübchens; man sieht hier zwei Belegzellen und eine Schleimzellen-Mitose. — e Schleimzellen. Mitose, die zwei Schleimklümpchen enthält.

Fig. 7. Von einem Vertikalschnitt der Schleimhaut des Fundus (Alkohol, Safranin, Canadabalsam). 420 d. — I Magengrübchen. — II Schaltstück. — III Anfang des Drüsenhalses. — a Junges Schleimepithel. — bb Belegzellen. — cc Uebergangsformen von den Hauptzellen des Drüsenhalses zu den schleimabsondernden Cylinderzellen.

Fig. 8. Vertikalschnitt einer Drüse des Magenfundus, an der Uebergangsstelle von den Hauptzellen a des Drüsenepithels zu den Hauptzellen b des Drüsenhalsepithels.

Tafel VIII.

Larve von Petromyzon Planeri.

Fig. 1. Darmquerschnitt (Alkohol, Hämatoxylin, Damarharz). 46 d. — aa Darmwand. — b Spiralklappe mit der Arterie c, welch letztere von lymphoidem Gewebe und Blutlacunen d umgeben ist. — e Aeusseres Epithelblatt. — f Inneres Epithelblatt. — gg Fornices.

Fig. 2. Vertikalschnitt der Darmhäute; das Epithel fehlt. 300 d. — a Grenzmembran. — b Längsmuskeln. — c Quermuskeln. — d Cavernöses Gewebe. — d′ Blutlacune, die zwei Leukocyten und mehrere rothe Blutkörperchen enthält (in die anderen Lacunen wurden die Blutkörperchen nicht hineingezeichnet). — e Blutgefäss. — f Aeussere Faserhaut. — g Aeusseres Epithel.

Fig. 3. Von einem Darmquerschnitt (Alkohol, Hämatoxylin, Canadabalsam). 430 d. — Es sind einige auf dem Gipfel der Spiralklappe gelegene Epithelzellen gezeichnet. — vv Vakuolen, die Einschlüsse (enclaves) enthalten, bestehend aus körniger Substanz, deren Körnchen zum Theil chromatophil sind. — l Leukocyten. — Unter dem Epithel liegt das Bindegewebsstroma der Klappe; in demselben sieht man: mm Querschnitte von Muskelfaserzellen und s Blutlacunen.

Fig. 4. Dasselbe Präparat und dieselbe Vergrösserung. Epithelzellen der Fornices. Bezeichnung wie oben. — c Kern einer in Karyokinese sich befindenden Epithelzelle.

Fig. 5. Epithelzellenmitosen der Fornices (Alkokol, Hämatoxylin, Eosin, Canadabalsam). 450 d.

Mitteldarm von Hydrophilus.

Fig. 6. Theil eines Darmquerschnitts, kurze Zeit vor der Abstossung der Chitinmembran (Kleinenberg'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin). 450 d. — a Bekleidungsepithel. — b Chitinmembran. — c Die Längsmuskelfasern d enthaltendes Bindegewebe. — e Quermuskeln. — f Aeussere Längsmuskeln. In der Drüse sieht man die in die drei Zonen x, y, z unterschiedenen Epithelzellen.

Fig. 7. Von einem Querschnitt eines Darms, der die Chitinmembran soeben erst abgestossen hatte (Hydrophilus E). Behandlung, Vergrösserung und Bezeichnung wie in vorhergehender Figur. Die Drüse ist kürzer geworden und ermangelt des Sekrets; die Chitinmembran ist noch nicht neugebildet. — g Grosse und helle Epithelzellen, auf den Grenzscheiden liegend zwischen dem Drüsen- und dem Bekleidungsepithel.

Fig. 8. Ein anderer Darmquerschnitt vom Hydrophilus E der vorhergehenden Figur (Kleinenberg'sche Flüssigkeit, Pikrincarmin, Glycerin). 46 d. — a Abgestossene, noch mit Epithel bekleidete Chitinmembran. — b Neugebildetes Bekleidungsepithel. Zwischen a und b sieht man eine Schleimsubstanzschicht c. — d Muskelschicht. — e Kleiner gewordene, dicht beieinanderliegende Drüsen; einige derselben wurden ihrer Medianebene entlang gespalten, so dass man ihr Epithel sich in das den Darm bekleidende Epithel fortsetzen sieht.

Fig. 9. a Chitinmembran, vor Augen gebracht, indem ein Stück vom Mitteldarm gespalten, auf einem Objektträger ausgebreitet und mit Aetzkali behandelt wurde. 50 d. — b ein Loch der Chitinmembran, Vergrösserung 300 d.

Fig. 10. Peripherischer Theil eines von einem Hydrophilus abgestossenen Chitinschlauchs. 300 d. — x Chitinmembran mit einem Trichter, von der Seite gesehen. — y Schleimschicht.

Fig. 11. Von dem Präparat, dem Fig. 8 entnommen wurde. 450 d. — Vertikalschnitt der abgestossenen Chitinmembran a, ihres Epithels b, und eines Theils der Schleimsubstanzschicht c, die die abgestossene Chitinmembran von dem neugebildeten Darmepithel trennt.

Tafel IX.

Melolontha.

Fig. 1. Ein Theil eines Mitteldarm-Querschnitts (Hermann'sche Flüssigkeit, Safranin). 104 d. — b Subepitheliale Sprossen, die in Continuität mit dem Darmepithel a ist. — c Subepitheliale Sprosse, anscheinend isolirt, weil im Schnitte nicht jener Theil derselben enthalten ist, der die Continuität mit dem Epithel a vermittelt.

Fig. 2. Ein Theil des vorgenannten Schnittes. 260 d. — Die subepitheliale Sprosse enthält zwei Mitosen. a Zelle, die einen kugelförmigen Einschluss mit chromatophilen Körnern enthält.

Fig. 3. Ein Theil desselben Schnittes. 550 d. ($^1/_{12}$″ Reichert). — Man sieht eine Sprosse in Zusammenhang mit dem Bekleidungsepithel, von dessen Zellen nur das tiefe Ende gezeichnet ist. In der Sprosse befindet sich eine Mitose mit deutlicher achromatischer Spindel.

Ditiscus.

Fig. 4. Bursa ventricularis von mittlerer Grösse, mittelst Nadeln isolirt. 25 d.

Fig. 5. Darmquerschnitt (Kleinenberg'sche Flüssigkeit, Hämatoxylin). 25 d. — a Darmlumen, in welches zahlreiche Taschen münden. Von einigen derselben (b, c) ist in der Dicke des Schnitts die Ausmündung in dem Darm nicht enthalten. — d Noch Lumen aufweisender Taschenquerschnitt. — f Kein Lumen mehr aufweisender Taschenquerschnitt. — f Querschnitt eines Malpighi'schen Gefässes. — g Querschnitt einer Trachea.

Fig. 6. Von demselben Querschnitt. 320 d. — Epithel einer Tasche in der Nähe ihrer Mündung in den Darm.

Fig. 7. Von demselben Querschnitt. 660 d. ($^1/_{12}$″ Reichert). Epithel einer Tasche, von vorn gesehen. — a Epithel in kurzer Entfernung von der Mündung in den Darm. — b Epithel nahe dem blinden Ende.

Fig. 8. Von demselben Querschnitt. 320 d. — Querschnitt des blinden Endes einer Tasche. Zwischen den dasselbe ausfüllenden jungen Zellen sieht man zwei Mitosen im Doppelsternstadium.

Fig. 9. Von demselben Querschnitt. 105 d. — Längsschnitt aus der Mitte einer Tasche.

Acridiodea.

Fig. 10. Von einem Querschnitt des Mitteldarms von Pezotettix (Alkohol, Hämatoxylin). — 300 d.

Fig. 11. Querschnitt einer oberen Tasche von Pachytylus (Flemming'sche Flüssigkeit, Gentianaviolett). 38 d.

Fig. 12. Von demselben Querschnitt. 290 d. — x Keimcentrum. — a In Mitosis sich befindende Epithelzelle. — b Junge Zellen, die im Begriffe sind in die Epithelschicht zu rücken.

Fig. 13. Von einem Querschnitt einer Darmtasche von Pezotettix (Alkohol, Hämatoxylin). 290 d.

Tafel X.

Fig. 1. Darm eines ausgewachsenen Tritons; präparirt durch Maceration in verdünntem Alkohol und Entfernung des Epithels mittels eines Pinsels (pag. 131 des Textes). Schwache Vergrösserung. — aa Zwei Längsfalten. — bb Bindegewebsbalken, die die Epithelialsprossen von einander trennen. — c Gruppen

von Epithelialsprossen. — d Isolirte Sprossen. Die die Sprossen bildenden Zellen wurden nicht gezeichnet.

Fig. 2. Darm wie der vorhergehende, aber in verdünnter Müller'scher Flüssigkeit macerirt. 170 d. — a Kleine Epithelialsprosse. — b Grössere Epithelialsprosse; in deren Mittelpunkt ein aus grossen Körnchen bestehender Leukocyt. — c Noch grössere Sprosse, mit zwei Leukocyten g. — d Grosse Sprosse, die Zellen, die sie enthielt, sind mit dem Pinsel entfernt worden; dies gestattet die Bindegewebssepimente zu sehen, welche die drei sie zusammensetzenden Sprossen von einander trennt, die sich durch eine gemeinsame enge Mündung e in das oberflächliche Epithel fortsetzen. — ff Rothe Blutkörperchen; die Gefässe, die sie enthielten, sieht man nicht.

Fig. 3. Ein Theil des obern Drittels einer schlauchförmigen Rektumdrüse vom ausgewachsenen Hunde (Alkohol, Safranin, Zuckerlösung). 200 d. — Man gewahrt das mit mehreren Schleimzellen versehene Epithel; im Lumen beobachtet man, ausser dem Schleim, zahlreiche Bacillen.

Fig. 4. Zwei Belegzellen eines Drüsenhalses des Magenfundus (Ehrlich'sche Fuchsinlösung, Alkohol, Canadabalsam). 900 d. — Im Protoplasma finden sich mehrere Spirillen.

Fig. 5. Ein Theil vom Halse derselben Drüse. 430 d. — Im Lumen finden sich zahlreiche Spirillen, die auch in weite in den Belegzellen a ausgegrabene Hohlräume dringen.

Fig. 6. Epithel eines Schleimhautgrübchens des Magenfundus, nahe seiner Mündung auf die Oberfläche der Schleimhaut. 430 d. — Zwischen den Schleimzellen sieht man eine 4 Spirillen enthaltende Belegzelle.

Fig. 7. Mitosen im Epithel des Uterus des Meerschweinchens.

Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala.

Von

Dr. **August Brauer** in Marburg i. H.

Hierzu Tafel XI, XII, XIII.

Wenn mir die Beobachtungen, welche ich am Ei von Branchipus (10) machen konnte, auch genügende und sichere Anhaltspunkte gaben, um eine neue Lösung der Frage, in welcher Weise entsteht die Halbirung der Zahl und Masse der Chromosome in den Geschlechtszellen, zu versuchen und zu begründen, so war ich doch von der Arbeit insofern nicht befriedigt, als es mir nicht geglückt war, einen völligen, gegen jeden Einwand gesicherten Einblick in diejenigen Vorgänge zu gewinnen, welchen die viertheiligen Chromosome ihre Entstehung verdanken, welche also den Kern der ganzen Frage ausmachen. So günstig das Object sonst war, hierfür reichte es wegen der Kleinheit der Kerne und wegen der grossen Zahl der Chromosome nicht aus.

Bei der Umschau nach einem anderen Objecte zeigte es sich bald, dass von allen bisher in Bezug auf diese Frage untersuchten Formen nur Ascaris megalocephala die nöthigen Vorzüge, geringe Zahl von grossen Chromosomen und langsames, leicht übersichtliches Ablaufen der Vorgänge, besass. Zwar war die Spermatogenese dieses Thieres, welche vor der Ovogenese schon wegen der bequemeren und leichteren Behandlung den Vorzug verdiente, in der letzten Zeit bereits zweimal, von van Beneden und Julin (2) und von O. Hertwig (34), einer genauen Untersuchung unterworfen worden, und so schien, zumal der letztere Forscher seine Aufmerksamkeit besonders auf den fraglichen Punkt, die Entstehungsweise der Chromosome in den Spermatocyten gerichtet hatte, eine neue Bearbeitung wenig aussichtsreich, indessen einmal Bedenken, ob die Bilder O. Hertwig's nicht pathologisch verändert seien, und dann die Ueber-

zeugung, dass, wenn es überhaupt möglich sei, eine definitive Entscheidung der Frage herbeizuführen, es bei dieser günstigen Form sicher glücken müsse, sie waren es, welche mich veranlassten, einen neuen Versuch zu wagen. In wie weit diese Gründe berechtigt waren, wird der Leser aus der vorliegenden Arbeit leicht ersehen können.

Die Untersuchung wurde bereits im Januar 1892 in Angriff genommen, sie konnte aber in Folge einer Reise nicht zum Abschluss gebracht werden. Doch wurden bereits so wichtige Resultate erzielt, dass ich die Arbeit nach meiner Rückkehr wieder aufnahm und zwar ganz von Neuem wieder begann.

Durch Vermittlung des zoologischen Instituts in Berlin erhielt ich aus der Central-Rossschlächterei sehr reichliches Material; hierfür, sowie für die Erlaubniss, die reichen Hülfsmittel des Instituts benutzen zu dürfen, sage ich dem Direktor desselben, Herrn Geheimrath Professor Dr. F. E. Schulze meinen besten Dank.

Für ein gutes Gelingen der Arbeit ist vor allem wichtig ein rasches Herauspräpariren der Geschlechtsorgane und gute Conservirung. Ich halte es nicht für günstig, die vielen Schlingen der Hodenröhren zu entwirren, bevor dieselbe sich in der Conservirungsflüssigkeit befindet, weil das lange Freiliegen, auch unter Kochsalzlösung, bestimmte, wichtige Stadien in sehr starker Weise verändert, wie ich unten bei Besprechung der Figuren O. Hertwig's näher ausführen werde. Am schnellsten verfährt man, wenn man das mit 2 Nadeln festgeheftete Thier durch einen langen Schnitt öffnet, rasch die Schnittränder auseinanderlegt und durch 3—4 Nadeln befestigt, dann vorn und hinten den Darm und hinten auch das Vas deferens durchschneidet und nun mit der Pincette in einem Male Darm mit Hodenröhre aus dem Thier heraushebt und in die Conservirungsflüssigkeit überträgt. Nach einiger Uebung verläuft das Verfahren sehr rasch und ohne jegliche Verletzung. Da man das Material ja sehr reichlich haben kann, so ist es besser, solche Hodenröhren, die beim Herausheben zerreissen oder sonst eine Schädigung erlitten haben, nicht zu benutzen. Das Entfernen des Darmes und das Entwirren der Schlingen kann man sehr leicht nach der Conservirung, doch vor der Härtung in starkem Alkohol, vornehmen.

Zur Conservirung habe ich probirt: Flemming'sche Lösung, Pikrinessigsäure, Alkohol-Eisessig, conc. Sublimat mit oder ohne einige Tropfen von Essigsäure und Platinosmiumessigsäure (Hermann'sche Lösung) mit folgender Nachbehandlung mit rohem Holzessig (Methode von Mährenthal's[1]). Die ersten drei Flüssigkeiten gaben mir wenig befriedigende, wenn auch nicht gerade schlechte Bilder. Keine von allen conservirte gleichzeitig Chromatin und Achromatin in gleich ausgezeichneter Weise. Deshalb benutzte ich zwei und zwar wandte ich für das Chromatin conc. Sublimat an, für das Achromation Platinosmiumessigsäure in Verbindung mit rohem Holzessig. Die Schnitte wurden in beiden Fällen mit Alaun-Hämatoxylin (mindestens 12 Stunden) gefärbt und weiter mit salzsaurem und dann ammoniakalischem Alkohol behandelt.

Einige wenige Worte mögen noch über die Bezeichnungsweise gesagt werden. Für die Benennung der Zellen wähle ich die von v. La Valette St. George eingeführten Namen: Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden.

In der Neuzeit hat man versucht, die Bezeichnung „Chromosom" (Waldeyer, 67) durch „Idant" (Weismann, 69) und „Segment" (O. Hertwig, 35) zu ersetzen. Die Benennung „Idant" vermeide ich, weil sie eine Bedeutung hat, welcher schwerlich jeder zustimmen wird.

Da nicht überall aus dem ruhenden Kern sofort die Zahl der chromatischen Elemente sich entwickelt, welche man in der Aequatorialplatte der Spindel findet, sondern zunächst eine geringere auftritt, die dann durch Quertheilung weiter zerfällt, so möchte ich vorschlagen, die durch diese „Segmentirung" entstehenden Theilstücke „Segmente" zu nennen, diejenigen Segmente aber, welche die Aequatorialplatte der fertigen Spindel zusammensetzen, mit dem besonderen Namen „Chromosom" zu bezeichnen.

Statt „Längsspaltung" werde ich hier stets nach Flemming's Vorschlägen (19) das Wort „Spaltung" gebrauchen.

---

1) Vgl. B. Rawitz: Leitfaden für histiologische Untersuchungen. Jena.

I.

Specieller Theil.

Da der Bau der Hodenröhre, die Dotterbildung, die Entstehung der Zwischenkörperchen u. a. bereits ausführlich in den Arbeiten meiner Vorgänger dargestellt worden sind, so werde ich hierauf nicht weiter eingehen, zumal die letzte Arbeit von O. Hertwig (34) erst vor wenigen Jahren erschienen ist. Ich werde mich wesentlich auf die Beschreibung derjenigen Erscheinungen beschränken, welche das Chromatin und Achromatin zeigen; da sich aber fast überall Verschiedenheiten in der Beobachtung und Deutung ergeben haben, so bin ich gezwungen, um kein zerrissenes Bild zu geben, die ganze Spermatogenese bis zum Abschluss der Theilung der Spermatocyten zweiter Ordnung wieder darzustellen.

A. Spermatogonien.

(Taf. XI, Fig. 1—10, 55—59).

Die ruhenden Kerne in den Spermatogonien bieten im Allgemeinen das gewöhnliche, von anderen Kernen her bekannte Bild. In einem Balken- oder Gerüstwerk aus Lininfäden liegen unregelmässig vertheilt, meist nur der Membran angelagert, zahlreiche kleine Chromatinkörner. Ein Nucleolus, scheinbar zwischen den Maschen gelegen, ist überall leicht nachzuweisen; er zeigt die gewöhnliche runde Form und fällt sofort auf durch seine geringe Färbbarkeit im Vergleich zum Chromatin.

Die ersten Vorbereitungen zur Ausbildung der Chromosome erkennt man daran, dass die unregelmässig zerstreuten Körner sich in bestimmten Bahnen des Gerüstes anzuordnen beginnen. Es lassen sich daher jetzt eine bestimmte Richtung einhaltende Fäden, wenn auch nicht in ihrem ganzen Verlaufe, so doch streckenweise, verfolgen. Betrachtet man derartige Bilder genau und vergleicht sie mit solchen, die ruhende Kerne darstellen, so fällt einem neben der soeben angegebenen Abweichung noch eine andere auf, nämlich in einzelnen, günstig gelegenen Abschnitten von Fäden scheint es, dass eine helle Linie in der Mitte verläuft, dass mithin die Körner zweireihig angeordnet sind (Fig. 1). Ich sage, es scheint so, weil die Körner so klein sind,

dass, obwohl einem geübten Auge dieser Unterschied sofort erkennbar wird, doch eine Täuschung möglich ist. Ich habe derartige Kerne, welche vermuthen lassen, dass bereits auf diesem frühen Stadium die Spaltung erfolgt ist, nur bei A. bivalens gefunden, bei der andern Varietät sind die Verhältnisse zu klein.

Mag die Beobachtung dieses Vorganges hier noch unsicher genannt werden, so schwindet jeder Zweifel, sobald man die jetzt folgenden Stadien betrachtet (Fig. 2, 3, 55). Dadurch, dass die Aufreihung der Körner in bestimmten Fäden fortschreitet, und durch Zusammenlagerung mehrerer zu einem grösseren Korn, wird das Bild übersichtlicher. Mit voller Bestimmtheit lässt sich jetzt angeben, dass die Spaltung vorhanden ist. Wo der Faden in einer für die Erkennung derselben günstigen Lage vor dem Auge vorüberzieht, dort ist dieselbe mit Leichtigkeit überall zu constatiren. Der Faden läuft in vielen Windungen noch an der Membran entlang. Ob er continuirlich ist oder schon freie Enden hat, kann ich mit Sicherheit nicht angeben, ja auch das kann zweifelhaft sein, ob ein einziger oder mehrere Fäden vorhanden sind, doch ist die erstere Annahme die wahrscheinlichere. Denn bei beiden Varietäten liess sich, nachdem eine stärkere Verkürzung durch fortgesetztes Zusammenschieben der Chromatinkörner, was ein allmähliches Verschwinden der chromatinfreien Strecken des Fadens zur Folge hatte, entstanden war, ein einziger Faden nachweisen. Bei der Varietät univalens ist er leicht und oft zu finden (Fig. 56, 57); auch O. Hertwig hat ihn gesehen. Bei bivalens dagegen gelang es mir nur in einem Falle mit voller Sicherheit, allerdings erst nach langem Suchen, einen einzigen Faden zu constatiren (Fig. 5). Es wäre aber unberechtigt, hieraus den Schluss zu ziehen, er käme für gewöhnlich nicht vor. Die Ursache liegt vielmehr darin, dass die Segmentirung des einen Fadens bereits auf so frühem Stadium erfolgt, dass es nicht möglich ist, ihn in seiner ganzen Länge zu verfolgen. Es ist oft schwer genug, den Zerfall des Fadens in zwei Segmente nachzuweisen, doch gelingt es sowohl auf frühen wie auf späteren Stadien[1] (Fig. 4, 6, 7). Eine weitere Theilung der zwei

1) Dass ich mich durch Nachsehen der nächsten Schnitte der Serie davon überzeugt habe, dass wirklich in den betreffenden Kernen nur ein, bezw. zwei Fäden vorhanden und nicht zwei oder drei abgetrennt waren, bedarf wohl keiner Erwähnung.

Segmente liefert die vier Chromosome, die je nach dem Zeitpunkt, wann diese Theilung erfolgt, noch eine grosse oder nur eine geringe Verkürzung erfahren, ehe sie in die Aequatorialplatte übergeführt werden (Fig. 8, 9, 10). Die andere Varietät unterscheidet sich von bivalens ausser durch die geringere Masse des Chromatins noch dadurch, dass hier der eine Faden nur eine einzige Theilung in zwei Segmente, die beiden Chromosome erleidet, nicht eine doppelte (Fig. 58, 59). Bei beiden Varietäten haben die Chromosome, wie durch die früheren Untersuchungen bekannt ist, die Form langer gewundener Fäden. „Einen Zerfall des Chromatinfadens in cubische Elemente", wie von Wasielewski (68) neuerdings berichtet, habe ich in keinem einzigen Falle beobachten können.

Für das Studium der Spindelbildung sind die Verhältnisse zu klein.

Auf eine auffallende Erscheinung, die manchmal sehr deutlich zu erkennen ist, möchte ich noch aufmerksam machen. Besonders in denjenigen Stadien der Bildung der Chromosome, wo die Segmente noch lang sind, findet man die Chromatinkörner in feine Spitzen ausgezogen (Fig. 3, 58, 59), so dass der ganze Faden ein zackiges Aussehen gewinnt. Da von diesen Stellen Lininfäden ausgehen, die sich an der Kernmembran festheften und welche die Aufgabe haben, die jetzt im Kernraum freiliegenden Segmente zu halten, so ist man wohl berechtigt, in ihnen die Ursache für die Veränderung der Gestalt der Chromatinkörner zu suchen. Auch Boveri (6) O. Hertwig u. a. haben ähnliche Beobachtungen gemacht. In den Spermatocytenkernen werden wir dieser Erscheinung wieder begegnen.

Litteratur.

Durch die früheren Arbeiten war bekannt, dass bei bivalens vier Chromosome sich bilden, bei univalens, wie zuerst O. Hertwig (34) zeigte, nur zwei. Der letztere hat bei univalens auch das Vorkommen eines einzigen Fadens beobachtet. Die Spaltung ist erst, auch von von Wasielewski (68), an den fertigen Chromosomen erkannt worden.

B. Spermatocyten.

(Taf. XI, Fig. 11—54, Fig. 60—110).

Je mehr man sich dem Ende der ersten oder Theilungszone (O. Hertwig) nähert, um so spärlicher werden die Theilungsfiguren, um so grösser wird die Zahl der Zellen mit ruhenden Kernen, bis zuletzt die letzteren allein vorherrschen. Damit treten wir in die Darstellung der zweiten Zone, der Région de maturation, wie sie van Beneden und Julin, oder der Wachsthumszone, wie sie O. Hertwig genannt hat, ein. Da wegen der grösseren Chromatinmasse und wegen der deshalb auch grösseren Kerne die Veränderungen, die in diesem Abschnitt in den Kernen sich abspielen, sich viel klarer bei der Varietät bivalens verfolgen lassen, so möge die Darstellung mit dieser beginnen. Auf die Veränderungen des Zellleibes, welche hauptsächlich in einem starken Wachsthum und in der Dotterbildung bestehen, gehe ich nicht ein, da sie ausführlich und genau bereits von van Beneden und Julin und später wieder von O. Hertwig geschildert sind. Auch zeigen einige Figuren auf meinen Tafeln genügend diese Veränderungen an (Fig. 11, 13, 16, 20, 61, 62, 65, 71).

1. Ascaris megalocephala bivalens.

(Taf. XI, Fig. 11—54).

Wie ich schon sagte, trifft man im Anfangstheil der Wachsthumszone nur ruhende Kerne, deren Aussehen fast ganz gleich ist dem der ruhenden Kerne in den Spermatogonien (Fig. 11). Wieder ist das Chromatin in Form sehr zahlreicher, soweit man schätzen kann, gleich grosser Körner in Lininfäden, die entlang der Membran kreuz und quer ziehen, vertheilt. Der stets vorhandene Nucleolus zeichnet sich wieder durch geringe Farbstoffaufnahme vor den Chromatinkörnern aus, seine Form ist meist rund, doch oft auch eckig. Seine volle Grösse hat er auf diesem Stadium noch nicht erreicht.

Verlässt man diesen ersten, nur kurzen Abschnitt, so fällt in den Kernen sofort eine ziemlich rasch vor sich gehende Veränderung in Bezug auf die Vertheilung der Körner auf; dieselbe ist nämlich nicht mehr eine so gleichmässige wie im Anfang, sondern die Körner sammeln sich auf einer Seite im Kern an

(Fig. 12, 13). Mehr und mehr sieht man, dass an einer, seltener an zwei, dann nahe zusammenliegenden Stellen (Fig. 14), die Fäden zu einem Flechtwerk sich zusammenordnen, das zwar noch nicht so dicht ist, dass man seine Zusammensetzung aus vielen Fäden nicht mehr erkennen kann, aber doch schon so eng, dass man einen einzigen nicht mehr, auch nur kurze Strecken weit, verfolgen kann. Von dem Flechtwerk gehen noch nach allen Richtungen zahlreiche Fäden aus, die wieder durch Querfäden mit einander hin und her in Verbindung stehen. Dieser Process, das Ansammeln des Chromatins an einer Seite des Kerns, schreitet rasch vorwärts, je weiter wir uns den Stadien nähern, wo Dotterbildung und Wachsthum der Zellen begonnen haben. Immer weniger werden die noch frei verlaufenden Fäden und mehr und mehr schwinden die Anastomosen, dagegen um so dichter und grösser wird das Fadenwerk, das bald so eng ist, dass auch die Unterscheidung von Fäden in ihm nicht mehr möglich ist und dass es jetzt besser als Chromatinhaufen bezeichnet werden kann (Fig. 15—20). Dieser Haufen liegt der Membran an und bietet, je nachdem man eine Seiten- oder eine Flächenansicht von ihm vor sich hat, ein verschiedenes Aussehen. In den letzteren Fällen, wo man seine Gestalt ganz überschauen kann, zeigt er sich meist unregelmässig eckig, von ihm gehen immer noch vereinzelte Fäden aus, zuweilen bemerkt man auch dickere Fortsätze, in anderen Fällen findet man von ihm scheinbar ganz isolirte Fadenstücke oder zuweilen auch nur einzelne Körner; alle aber, mögen es Fäden, Stücke von solchen oder Körner sein, stehen durch Lininfäden direkt oder durch Vermittlung eines anderen Fadens in Verbindung mit dem Haufen. Die einzelnen Körner in den frei liegenden Theilen haben sich zu mehreren zusammengelagert und erscheinen daher grösser als früher. Wenigstens möchte ich annehmen, dass die jetzt bemerkbar werdende ungleiche Grösse der Körner nicht auf Wachsthum, geschweige denn verschieden starkem Wachsthum der einzelnen Körner beruht, sondern lediglich auf eine enge Nebeneinanderlagerung von einer verschiedenen Zahl von Körnern zurückzuführen ist.

Weit wichtiger als die beschriebene Veränderung, welche das Gesammtbild betrifft, ist eine andere, welche sich an den einzelnen Chromatinkörnern vollzieht: es ist die doppelte Spaltung eines jeden Kornes. Zur Zeit des Beginnes der Dotterbildung,

welche, wie erwähnt, ziemlich zusammenzufallen scheint mit der Ansammlung der Körner an einer Seite des Kernes, liess sich in einzelnen Fäden, welche nicht der Wand anlagen, sondern quer über das Gesichtsfeld hinwegzogen, eine helle Linie oder richtiger nur, da in den Fäden selten die Körner so dicht lagen, dass keine achromatischen Zwischenscheiben zu erkennen waren, ein heller Spalt bemerken, zu dessen Seiten je ein Korn lag (Fig. 16—19). In der Auffassung, dass diese Erscheinung nichts anderes als die erfolgte Spaltung bedeutet, wird man bestärkt dadurch, dass man isolirt liegende Körper oft nicht mehr einfach, sondern zweitheilig findet. Wenn ich auch völlig überzeugt bin, dass die Deutung die richtige ist, so will ich doch gern einräumen, dass in Anbetracht der Feinheit der Körner eine Täuschung möglich ist. Ich glaube, dass lediglich der letztere Umstand, die Feinheit der Körner, daran Schuld ist, dass man nicht in allen Theilen des Chromatingerüstes die Spaltung constatiren kann. Denn auf bald folgenden Stadien (Fig. 20—24), wo durch die allmählich zunehmende Zusammenlagerung von Körnern diese grösser werden und daher ein Spalt zwischen ihnen leichter zu sehen ist, kann von einem Irrthum nicht mehr die Rede sein. Wenn nicht gerade zwei Fäden oder mehrere Körnergruppen über einander liegen, oder sonst durch andere Lagerung ein Einblick in ihre Anordnung unmöglich gemacht ist, so ist die Spaltung überall, ausser natürlich in dem dichten, grossen Haufen nachzuweisen. Ferner lässt sich jetzt mit voller Sicherheit constatiren, dass diese Spaltung nicht eine einfache, sondern eine doppelte ist. Da man gewöhnlich nur Seitenansichten von Fäden hat, und die vier Theile sich zu je zweien genau decken, so muss man bei flüchtiger Betrachtung zu der Ansicht kommen, dass nur eine einfache Spaltung vorliege. Mustert man aber viele Bilder durch, so gelingt es, von einzelnen Abschnitten eines Fadens oder von isolirten Körnergruppen Polansichten zu finden. Alsdann sieht man, dass jede Körnergruppe aus vier Körnern besteht, die nebeneinander in derselben Ebene angeordnet sind, ein jedes von dem benachbarten durch einen Spalt geschieden ist, der aber wieder von einer, gegenüber dem völlig farblosen Kernsaft etwas gefärbt, gegenüber den Körnern aber ungefärbt erscheinenden Zwischenmasse ausgefüllt ist, die die einzelnen Körner miteinander verbindet (Fig. 20—25). Man könnte ein-

wenden, dass man in solchen Fällen nur scheinbar eine viertheilige Gruppe vor sich hätte, in Wirklichkeit es zwei Paare von Körnern seien, welche hinter einander in einem Faden angeordnet seien. Dieser Einwand ist nicht berechtigt; denn es lässt sich, besonders wenn man sehr viele derartige Bilder genau prüft und vergleicht, mit voller Sicherheit angeben, ob man ein viertheiliges Korn vor sich hat oder zwei zweitheilige, indem man nämlich den Ansatz und den Verlauf des Lininfadens, in dem die Körner liegen, feststellt, was, da die Lininfäden, wenigstens diejenigen, welche die Bahnen für das Chromatin bilden, stets klar erkennbar sind, mit Sicherheit geschehen kann. Verläuft der Faden senkrecht oder doch sehr schräg im Kernraum auf- oder abwärts, und liegen die vier Körner genau in einer Ebene, so hat man ohne jeden Zweifel die Polansicht eines durch doppelte Spaltung viertheilig gewordenen Kornes vor sich; geht dagegen nach zwei Seiten, von jedem Paare der vier Körner ein Faden ab, so müssen die vier Körner nur Seitenansichten von zwei Körnergruppen sein, die im Faden hinter einander liegen. Ein anderes Merkmal liegt, zwar nicht immer, aber sehr oft in der Grösse der vier Körner. Soweit man schätzen kann, sind die einer Gruppe zugehörenden stets gleich gross, dagegen die verschiedener Gruppen oft verschieden gross. Dass es zuweilen nicht gelingt, für jedes Korn das oder die Schwesterkörner nachzuweisen, kann nicht überraschen, da man es mit Schnitten zu thun hat und oft wegen einer starken Krümmung oder aus anderem Grunde die Uebersicht nicht völlig klar ist.

Eine andere Frage ist es, ob die Spaltung von Anfang an eine doppelte ist, oder ob die beiden sich nach einander folgen. Für eine sichere Entscheidung dieser Frage sind leider in den frühen Stadien die Körner zu klein und zu zahlreich. Da in einzelnen Fällen ich viertheilige Körner, die isolirt lagen, mit Bestimmtheit constatiren konnte, z. B. Fig. 19, 20, a, so möchte ich die Annahme des gleichzeitigen Auftretens beider Spaltungen für die richtige halten.

Während einer sehr langen Zeit (Fig. 22—28) bleibt das Bild im Wesentlichen jetzt unverändert. An einer Seite, aber jetzt nicht der Wand mehr angelagert, sondern im Kernraum durch Lininfäden gehalten, liegt der fast homogen erscheinende, jeder Lösung spottende Haufen. Von ihm aus ziehen nur wenige

Fäden; vereinzelt sieht man auf anderen Lininfäden Chromatinkörner oder Gruppen solcher liegen, die den Eindruck machen, als ob sie bei dem Zusammenschaaren des Chromatins an einer Stelle zurückgeblieben wären. Darin ist eine Aenderung festzustellen, dass in diesen getrennten Theilen die Körner mehr und mehr zu Gruppen von verschiedener Grösse aneinander schliessen, die meist so eng sind, dass sie wie ein einziges Korn erscheinen, nur eine höckerige Oberfläche ihren Aufbau aus getrennten Körnern vermuthen lässt. Die Spaltungen treten mit dem Grösserwerden der Körner immer klarer hervor. Am günstigsten sind immer die isolirten Körner oder solche Fäden, in welchen die einzelnen Körner durch weite, kein Chromatin enthaltende Lininabschnitte getrennt sind, und welche in schräger Richtung absteigen, so dass man Seiten- und Polansicht vor sich hat, wie z. B. in Fig. 23. Dann lässt sich die Viertheiligkeit klar erkennen.

Mit geringen Variationen, die sich hauptsächlich auf die Form und Grösse des Haufens, auf die Zahl und den Verlauf der frei liegenden Fäden und auf die Anordnung und Grösse der Körner beziehen, findet man immer dasselbe Bild, bis zu dem Punkt, so scheint es, wo die Dotterbildung und das Wachsthum der Zelle ihr Ende erreicht haben und damit die Bedingungen geschaffen sind, um in die Theilung einzutreten. Kurz vor dem Ende dieser sehr langen Zone treten neue Erscheinungen auf, die sehr rasch verlaufen und nur in einem kurzen Abschnitt der Hodenröhre zu finden sind.

Der Beginn dieser neuen Veränderungen kündigt sich dadurch an, dass der räthselhafte Haufen sich zu entwirren anfängt und einen klaren Einblick gestattet (Fig. 29—32). Es erfolgt jetzt der umgekehrte Process von demjenigen, welchen wir im Anfangstheil dieser Zone beobachteten. Während dort ein Ansammeln des Chromatins erfolgte, tritt jetzt eine Vertheilung ein, aber mit anderem Endresultat, indem nämlich nicht die Körner wieder gleichmässig durch den ganzen Kern zerstreut, sondern in einem einzigen langen Faden angeordnet werden. Der Process selbst verläuft nun im Einzelnen in etwas verschiedener Weise, je nachdem ausser dem Haufen noch viele oder wenige Körner nahe oder entfernt von diesem lagen. In dem Haufen lassen sich zuerst helle Stellen wie Lücken erkennen, und es ge-

lingt auch schon hier und dort bestimmt verlaufende Fäden zu unterscheiden und streckenweise zu verfolgen. Doch ist das Gewirr noch zu eng zur genaueren Erkennung. Diese wird aber allmählich ermöglicht. Auf gewissen Bahnen, nach verschiedenen Seiten, schieben sich die Chromatinkörner vom Haufen fort. Alle Körner, sobald man sie erkennen kann, sind viertheilig, ihre Grösse ist sehr ungleich, sie gleichen ganz denjenigen, welche wir in ihren allmählichen Veränderungen an den frei liegenden verfolgt haben. Man darf daraus wohl schliessen, dass in dem Haufen während dieser Zeit dieselben Processe, doppelte Spaltung und Verbindung von mehreren kleinen zu grösseren Gruppen vor sich gegangen sind.

Indem die isolirten Fadenstücke oder Körner sich auf den sich ausbildenden Faden zu bewegen und ihm sich anordnen, und indem die Auflösung des Haufens immer raschere Fortschritte macht, nähern wir uns dem Endresultat, nämlich der Bildung eines einzigen, doppelt gespaltenen, also viertheiligen Fadens (Fig. 32). Schon frühe lässt sich oft zwar seine definitive Gestalt erkennen, aber noch lange ist meist die Mitte desselben eingenommen von dem noch nicht ganz aufgelösten Haufen. Die Form des einzigen Fadens nähert sich gewöhnlich der Figur einer Acht, und zwar liegen die beiden freien Enden meist nahe einander in der Mitte (Fig. 33—35 a und b). Er setzt sich zusammen aus Linin, welches die Grundmasse bildet und die vier Unterabtheilungen des Fadens mit einander verbindet. In der Grundmasse liegen die Körner vertheilt, die noch durch chromatinfreie Zwischenscheiben wenigstens an vielen Stellen geschieden sind. Die Grösse der Körner wechselt sehr, die beiden freien Enden scheinen stets durch besonders grosse eingenommen zu sein. Diejenige Form und Grösse, welche ein Korn zeigt, haben auch die drei mit ihm in gleicher Ebene liegenden, was sich meiner Ansicht nach nur daraus erklären lässt, dass sie alle vier oder richtiger alle die vielen Körner, welche sich zu je einem grossen gruppirt haben, auch die gleiche Entstehung gehabt haben, d. h. durch zweimalige Spaltung aus einem einzigen hervorgegangen sind. Der ganze Faden wird gehalten durch Lininfasern, welche zwischen dem Faden und der Membran und zwischen den einzelnen Abschnitten desselben straff ausgespannt sind. Sie haben ihren Ansatzpunkt an den Körnern, nicht an den achro-

matischen Zwischenscheiben. Das Chromatin wird an dieser Stelle etwas spitz ausgezogen, so dass der ganze Faden ein stark zackiges Aussehen hat. Wir konnten diese Erscheinung auch schon an den Fäden der Ursamenzellen feststellen und werden sie fortan noch häufiger finden.

In Folge einer fortgesetzten Zusammenschiebung der Körner und einer hiermit einhergehenden Verkürzung werden die Windungen des Fadens schwächere (Fig. 36—43), die ganze Figur bekommt bald mehr die Gestalt eines Hufeisens (Fig. 44), aber auch diese schwindet bald und an ihre Stelle tritt, indem die starke Krümmung verstreicht, jetzt die eines Winkels (Fig. 45, 46). Gleichzeitig mit dieser Veränderung der Form geht natürlich das Verschwinden der chromatinfreien Stellen Hand in Hand, zuletzt hat man nur einen continuirlich chromatinhaltigen Faden vor sich, an dessen höckeriger Oberfläche aber die Zusammensetzung aus Körnern noch deutlich zu Tage tritt.

Ist die zuletzt angegebene Gestalt erreicht, so erfolgt ein Zerfall des Fadens in zwei Segmente und zwar an der Knickungsstelle (Fig. 47, 48). Es scheint, als ob die Trennung allmählich vor sich ginge, zuerst den einen und dann die anderen drei Theile beträfe. Sobald die Theilung vollzogen ist, legen sich die zwei Segmente parallel zu einander oder kreuzen sich oder nehmen noch andere Lagen zu einander ein (Fig. 49—54). Die einzige Verbindung zwischen ihnen wird nur noch durch Lininfäden vermittelt, die überall sich ausspannen zwischen Membran und den Segmenten und zwischen den beiden Segmenten. Da infolge der Verkürzung, die auch noch fortdauert, jede Windung geschwunden ist, beide Segmente Stäbchenform haben, so bekommt man jetzt viel häufiger neben Seitenansichten Polansichten (Fig. 51, 53, 54). In den ersteren erscheinen sie zweitheilig, in den letzteren viertheilig. Wie genau die correspondirenden Körner in den vier Abtheilungen sich decken, kann man am besten daraus ersehen, dass selbst auf dem Stadium des einen langen Fadens, wo das Vorhandensein der doppelten Spaltung nicht dem geringsten Zweifel unterliegen kann, bei flüchtiger Betrachtung dieselbe oft nicht erkannt wird, dass erst ein genaues Verfolgen der einzelnen Unterfäden bei den Windungen ihre Feststellung möglich macht.

Nachdem die Stäbchen sich noch etwas weiter verkürzt haben und hierdurch noch dichter und dicker geworden sind

(Fig. 52—54), sind die Segmente oder, wie wir sie jetzt richtiger bezeichnen, da sie in dieser Gestalt, ohne weitere Veränderungen zu erleiden, in die Aequatorialplatte der Spindel eintreten, die Chromosome fertig gebildet. Es passt auf sie genau die Beschreibung, welche Boveri (6[1]) von den Chromosomen der „Ovocyten" (Boveri, 8) gibt. Ein jedes ist „ein vierseitiges Prisma mit quadratischer Grundfläche, dessen Höhe die Breite stets" (oder meist) „um mehr als das Doppelte übertrifft. In diesem Körper ist jedoch das Chromatin nicht gleichmässig vertheilt, sondern zu vier der Achse des Prismas parallelen Stäbchen angeordnet, deren jedes eine der abgerundeten Kanten des Prismas bildet und so weit in den Binnenraum desselben vorspringt, dass am Querschnitt zwischen den vier Stäbchen ein feines Kreuz achromatischer Substanz übrig bleibt". Die Aneinanderfügung der Körner in den Stäbchen ist jetzt so eng, dass sich diese kaum noch schärfer abgrenzen lassen. Die vier Stäbchen sind durch eine Kittmasse, durch die lâme intermédiaire van Beneden's mit einander verbunden. In einzelnen Fällen schien es (z. B. Fig. 50), als ob diese Kittmasse nicht eine Lamelle bildete, sondern aus einzelnen und zwar sich dunkel färbenden Fäden bestände, so wie es Boveri (6) bei den Chromosomen der Ovocyten beobachtete. Es ist daher möglich, dass die Verbindung immer nur durch Fäden geschieht, dass sie in einzelnen Fällen nur so dicht zusammen liegen, dass sie das Bild einer Lamelle vortäuschen.

Ehe ich zu der Darstellung der Bildung des Chromosoms bei der anderen Varietät übergehe, habe ich noch mit wenigen Worten des Nucleolus sowie einer auffallenden Beobachtung an den Lininfäden zu gedenken. Was den Nucleolus betrifft, so ist das Bild, das er gewährt, noch ziemlich dasselbe; nur ist er anfangs während des Wachsthums der Zelle gewachsen (Fig. 12—23n), nimmt aber jetzt, wie es scheint, von der Zeit des Auftretens des einen Fadens oder schon etwas früher an Grösse ab (Fig. 27 bis 41 n). Häufig erscheint er jetzt nicht mehr homogen, sondern enthält eine Vacuole im Innern (Fig. 31, 33, 36). Wenn man bei der Ausbildung des Fadens die chromatinfreien Theile desselben verfolgt, so fällt einem oft auf (z. B. Fig. 28—30), dass dieser nur aus Linin bestehende Theil ebenfalls in der Seitenansicht doppelt ist, also wahrscheinlich auch wie das Chromatin viertheilig. Man denkt unwillkürlich daran, ob diese Erscheinung nicht die Spal-

tung auch der Lininfäden nach Rabl's Ansicht (49) bedeutet. Es mag die Deutung richtig sein, damit ist aber noch nicht bewiesen, dass diese Spaltung, wie jener Forscher vermuthet, die eigentliche Ursache der Spaltung der Chromatinkörner ist. In Anbetracht des ganzen Verlaufes der letzteren, besonders des gleichzeitigen Auftretens auch an isolirt liegenden Körnern, möchte ich diese Ansicht zurückweisen, ich halte mit Flemming, Boveri, Strasburger und anderen die Spaltung für einen selbstständigen Vorgang der Chromatinkörner, diejenige der Fäden dagegen für einen secundären. Die Lininfäden sind auf diesen Stadien nur die Bahnen, in denen sich das Chromatin aktiv bewegt.

2. Ascaris megalocephala univalens.

(Taf. XI, Fig. 60—104.)

Da A. meg. univalens die denkbar einfachsten Verhältnisse, soweit die Zahl der Chromosome in Betracht kommt, hat, so könnte man erwarten, dass diese Varietät am besten für das Studium der Ausbildung der Chromosome der Spermatocyten sich eignete; indessen ist dieses durchaus nicht der Fall, weil die Masse des Chromatins eine weit geringere ist, noch nicht so viel beträgt wie die eines viertheiligen Chromosoms von bivalens. Ich halte es deshalb für günstiger, zuerst bei der letzteren Varietät diese Vorgänge zu studiren; nachher fällt es nicht schwer, zu erkennen, dass dieselben ausser den durch die geringe Chromatinmenge und durch die geringere Zahl der Chromosome bedingten Verschiedenheiten sich ganz in derselben Weise abspielen.

Ich beginne hier wieder mit dem Stadium (Fig. 60, 61), wo die Chromatinkörner gleichmässig in einem an der Wand des Kernes entlang ziehenden Liningerüst vertheilt sind und wo ein kleiner Nucleolus (n), der sich in Bezug auf Form, Lage und Färbbarkeit ganz gleich verhält wie bei bivalens, im Kernraum liegt, wo also, kurz, der Kern in scheinbar voller Ruhe sich befindet.

Die nächsten Veränderungen bestehen auch hier darin, dass sich fast das ganze Chromatin excentrisch im Kern zusammenlagert (Fig. 62, 63); anfangs entsteht ein engmaschiges Netzwerk, dann tritt allmählich eine immer stärkere Verdichtung ein, die

Unterscheidung einzelner Fäden wird unmöglich, es gelingt nur noch, die Zusammensetzung des Haufens aus Körnern festzustellen. Von ihm strahlen anfangs noch sehr viele, dann immer weniger Fäden nach allen Seiten aus, die auch wieder unter sich durch Querbrücken verbunden sein können (Fig. 66 ff.). Unter diesen vom Haufen gesonderten Fäden fällt oft schon sehr frühe einer durch seinen regelmässigen Verlauf auf (Fig. 65, 66, 68, 69 u. a.). Er entspringt wie die anderen meist vom Haufen, nur auf einer oder, was das Häufigere zu sein scheint, auf beiden Seiten (Fig. 70) so, dass dann der Haufen in der Mitte des Fadens zu liegen kommt und läuft eine verschieden grosse Strecke weit an der Membran entlang. Es ist diese Lage ein kleiner Unterschied gegenüber bivalens, wo die Fäden auch den Kernraum durchsetzen; derselbe dürfte wahrscheinlich in der geringen Chromatinmenge seine Erklärung finden. Je nachdem welche Seite der Kern dem Auge zukehrt, hat man auch eine verschiedene Ansicht von dem Haufen und von dem Faden (Fig. 69—83).

Diese freien und besonders der eben besprochene eine Faden sind insofern von grosser Wichtigkeit, weil sie uns, oft nur der eine allein, gestatten, das Auftreten der Spaltungen zu beobachten. Schon in den Kernen, welche der Periode des Anfanges der Dotterbildung angehören, wo die excentrische Anordnung des Chromatins noch nicht weit vorgeschritten ist, war es mir möglich, an einzelnen günstig gelegenen Fäden die zweireihige Lagerung der Körner festzustellen (Fig. 64—69). In Folge der Kleinheit der Körner gelang es mir aber nicht, zu entscheiden, ob die Spaltung hier schon nur eine einfache oder eine doppelte ist. Doch, da man auf etwas späteren, wegen der Zusammenfügung mehrerer Körner zu grösseren für die Entscheidung dieser Frage geeigneteren Stadien häufig sehen kann, dass die Fäden, wenn sie eine Seitenansicht bieten, genau dasselbe Bild geben wie in Flächenansichten (z. B. Fig. 88, 89), also auch zweitheilig sind, so dürfte der Schluss wohl berechtigt sein, dass auch hier wie bei bivalens die Spaltung schon frühe, wenn nicht von Anfang an, eine doppelte, keine einfache ist, zumal während dieser Zeit irgend welche Umlagerungen nicht stattgefunden haben.

Man muss jetzt wieder geduldig einen langen Abschnitt der Hodenröhre durchmustern, bis das soeben geschilderte Bild sich wesentlich verändert. Die Figuren 75—89 sind verschiedenen,

einander folgenden Theilen entnommen; ich habe absichtlich Bilder ausgewählt, welche eine möglichst verschiedenartige Vertheilung des Chromatins zeigten. Am häufigsten begegnet man solchen, in denen von dem Haufen ein Faden nach zwei Seiten ausgeht, der einfach oder wieder verzweigt sein kann. Seltener ist der grössere Theil der Chromatinmasse nicht in einem Haufen und wenigen Fäden angesammelt, sondern mehr gleichmässig auf vielen vertheilt wie Fig. 72, 74, oder nur in einem Haufen allein wie Fig. 85. In der Hauptsache bleibt sich das Stadium aber gleich.

Nicht weit vom Beginn der Theilungszone entfernt treten rasch nach einander folgende Veränderungen auf, die hier zwar im Grunde dieselben sind wie bei bivalens, aber wegen der geringeren Zahl von Chromosomen einfacher und leicht zu verfolgen sind. Der Haufe beginnt sich aufzulösen, das in ihm angesammelte Chromatin vertheilt sich, wie es scheint, in den meisten Fällen auf der durch den einen Faden, welchen wir schon früh beobachteten, vorgezeichneten Bahn (Fig. 90—95). Je mehr der Haufen an Grösse verliert, um so mehr geht das Bild von einer Scheibe mit zwei oder mehreren, auch wohl wieder verzweigten Armen über in das eines einzigen, gleichmässig dicken Fadens. Er ist meist gerade, selten gewunden. Die ihn zusammensetzenden Körner sind an Grösse verschieden, sie lagern sich in kurzer Zeit immer enger zusammen und führen hierdurch eine Verkürzung des Fadens herbei; zuletzt ist die Zusammensetzung aus Körnern nur noch an der höckerigen Oberfläche zu erkennen. Er liegt noch immer excentrisch im Kerne, meist der Membran eng an, und von ihm spannen sich auch hier nach allen Seiten Lininfäden aus, die aber meist nicht so scharf und klar wie bei bivalens zu erkennen waren. Noch eine weitere Verkürzung (Fig. 96—104) führt zum Endresultat, zum viertheiligen Chromosom. Es gleicht in der Form und in seiner Zusammensetzung vollständig einem der zwei viertheiligen Chromosome von bivalens. Die doppelte Spaltung ist in den letzten Stadien mit Leichtigkeit stets zu erkennen, da man stets auf jedem Querschnitte neben solchen Kernen, in denen man eine reine Seitenansicht des Chromosoms hat, mithin nur zwei Stäbchen sieht, auch andere findet, welche entweder eine reine Polansicht gewähren oder schief gelagert sind, so dass man grössere oder

kleinere Abschnitte von allen vier Stäbchen sehen kann (Fig. 102, 103). Die die vier Stäbchen verbindende Kittmasse zeigt sich entweder homogen oder aus einzelnen Fasern bestehend. Das sternförmige Centrum des Prismas bleibt von ihr frei und erscheint deshalb ungefärbt.

Zusammenfassung.

Ein kurzer Ueberblick gibt uns für die Entstehungsweise der Chromosome der Spermatocyten von Ascaris megalocephala folgendes Bild. Als die ersten Vorbereitungen für die Theilungen lassen sich erkennen erstens eine excentrische Anordnung des Chromatins und zweitens eine doppelte Spaltung sämmtlicher Chromatinkörner. Später erfolgt eine neue Vertheilung des Chromatins in einem einzigen Faden. Bei der Varietät univalens führt eine einfache Verkürzung denselben über in das einzige Chromosom, bei bivalens dagegen erfolgt vorher noch ein Zerfall des Fadens in zwei Segmente, die erst, nachdem ebenfalls noch eine Verkürzung eingetreten ist, zu den zwei Chromosomen werden. Als Endresultat haben wir somit bei univalens ein viertheiliges, bei bivalens zwei viertheilige Chromosome. In Bezug auf die Form und den Bau stimmen dieselben bei beiden Varietäten überein, in Bezug auf die Masse dagegen ist eine sehr grosse Verschiedenheit vorhanden, indem eins von den zwei Chromosomen von bivalens grösser ist als das einzige von univalens. Die Chromosome der Spermatocyten sind in jeder Hinsicht völlig gleich denen der Ovocyten (Boveri).

Literatur.

Van Beneden und Julin (2) haben bereits richtig beobachtet und O. Hertwig (34) hat es bestätigt, dass im Kern der Spermatocyten, wenn das Ruhestadium aufhört, zuerst eine Ansammlung des Chromatins hauptsächlich in einem Klumpen (grumeau) erfolgt. Die Spaltungen hat keiner von ihnen erkannt. Zwar gibt O. Hertwig an, dass er zuweilen zwei Fäden parallel neben einander habe verlaufen sehen, lässt aber die Frage, „ob dieses darauf hinweist, dass zwei Fäden durch Längsspaltung eines Mutterfadens entstanden sind", unentschieden. Aus seinen Abbildungen geht hervor, dass er diesen parallelen Verlauf erst auf sehr späten Stadien, wo der eine Faden in der Ausbildung begriffen ist oder bereits fertig und in zwei Segmente zerfallen ist, gesehen hat.

In Bezug auf das weitere Schicksal des Klumpens oder Haufens weicht O. Hertwig sowohl in der Beobachtung wie in der Deutung sehr weit von den belgischen Forschern ab. Nach dem ersteren sollen sich aus dem Haufen und den von ihm ausgehenden Fäden von vornherein bei univalens vier, bei bivalens acht Fäden ausbilden, die zu je vieren in einem Bündel vereinigt werden. Das Auftreten eines einzigen Fadens und seine Segmentirung, wie ich sie beschrieben habe, hat er nicht gesehen. Seine Deutung geht dahin, dass er jeden von den vier bezw. acht Fäden als ein selbständiges Chromosom auffasst und somit in den Spermatocyten eine Verdoppelung der normalen Zahl von Chromosomen (zwei bei univalens, vier bei bivalens) annimmt.

Ganz anders lautet die Darstellung der belgischen Forscher, nämlich kurz zusammengefasst, in folgender Weise: Der Klumpen verlängert sich und wird zu einem gekrümmten Stäbchen, das die Form einer Sanduhr hat; in jeder Hälfte beobachtet man eine Vacuole (vielleicht das Stadium, welches meine Fig. 35 zeigt). Bald theilt sich das Stäbchen in zwei Segmente von der Form einer vierseitigen abgestumpften Pyramide. An den vier Ecken derselben ist das Chromatin besonders dicht angehäuft, in der Mitte einer jeden Pyramide ist eine Vacuole.

Die Deutung der Beobachtung ist diese: „Le bâtonnet chromatique primitif (der aus dem Klumpen hervorgehende Faden) représente le cordon pelotonné des noyaux se divisant par voie karyokinétique. Les deux segments qui résultent de sa subdivision répondent aux anses primaires. De même que chaque anse primaire se divise longitudinalement en deux anses secondaires jumelles, de même les segments de forme pyramidale, dans le cas spécial dont il s'agit, se dédoublent en deux plaques chromatiques d'abord adjacentes et reliées entre elles. Le plan de séparation des plaques répond au plan équatorial de la figure karyokinétique. Nous constatons donc ici les trois faits fondamentaux caractéristiques de la division karyokinétique: accumulation de toute la chromatine nucléaire dans un cordon; segmentation transversale du cordon; division longitudinale des segments. Ce qu'il y a ici, de lieu particulier, c'est que: 1° le cordon de chromatine ordinairement pelotonné a l'apparence d'un bâtonnet résultant de l'allongement progressif d'une masse chromatique d'abord arrondie que l'on pourrait prendre pour un nucléole;

2° le nombre des anses primaires est réduit à deux; 3° ces anses ont une forme toute speciale et une structure tres particulière; 4° les segments et même les plaques résultant de la division longitudinale de ces derniers sont préformés dans le bâtonnet et résultent de ce que celui-ci présente déja avant la segmentation transversale une structure déterminée.“ Aus dem Mitgetheilten geht klar hervor, dass van Beneden und Julin die Varietät bivalens vor sich gehabt haben, ferner, dass ihre Beobachtungen und Deutungen in den wesentlichsten Punkten ganz den wirklichen Verhältnissen entsprechen, dass mithin meine Arbeit nur die ihrige bestätigt und sich nur in Bezug auf das frühe Auftreten der doppelten Spaltung erweitert. Man kann nur bedauern, dass die Forscher ihrer Untersuchung keine Abbildungen beigegeben haben.

Wie erklärt sich nun die grosse Verschiedenheit der Resultate, welche O. Hertwig gewonnen hat? Meiner Ansicht nach dadurch, dass dieser Forscher keine normalen Bilder vor sich gehabt hat.

Bei der Angabe der Methoden habe ich schon darauf hingewiesen, dass es für das Gelingen der Untersuchung sehr wichtig ist, das Herauspräpiren der Hodenröhre sehr rasch und die Entwirrung der Schlingen erst nach der Uebertragung in die Conservirungsflüssigkeit vorzunehmen, weil sich sonst die Zellen und besonders die Kernfiguren ganz auffallend verändern. Auch Herr Professor Dr. E. Korschelt theilte mir freundlichst mit, dass er bei seinen bekannten Untersuchungen über Morphologie und Physiologie der Zelle die gleiche Erfahrung gemacht habe, dass er nämlich bei einer langsamen Präparation der Ovarien der Insekten, auch unter Kochsalzlösung, stets abnorme Bilder erhalten habe.

Lässt man, nachdem man den Ascaris aufgeschnitten hat, die Hodenröhre frei oder unter Kochsalzlösung eine kurze Zeit liegen, so wird man vornehmlich die Stadien, wo die Segmente bei bivalens oder das eine Segment bei univalens noch nicht verkürzt sind, völlig verzerrt finden, und zwar in folgender Weise: anstatt dass man — bei Seitenansichten — zwei bezw. ein zweitheiliges Segment vor sich hat, wie z. B. in Fig. 48, 50, 52 und in Fig. 97, 98, 100, 101, sieht man vier bezw. acht stark gekrümmte Fäden (Fig. 105—110). Sie sind zwar zu je vieren in

einer Gruppe vereinigt, indessen so lose, und ihr Verlauf und ihre Lagerung sind so verschieden und auch die vier zusammengehörenden sind von einander doch so weit getrennt, dass man sie nur als vier bezw. acht selbständige Fäden deuten kann. Ein Vergleich dieser in der oben angegebenen Weise gewonnenen Figuren mit denen O. Hertwig's lehrt, dass sie sich völlig entsprechen, und ich halte es deshalb auch nicht für gewagt, die Erklärung, welche ich den meinigen gebe, auch für jene als gültig zu betrachten.

Fast immer, auch wenn man noch so rasch die Präparation vorgenommen zu haben glaubt, findet man neben den vielen normalen Figuren einzelne, bei welchen der eine oder andere Tochterfaden eines Segmentes an seinen Enden abgebogen ist, z. B. Fig. 49, 50, 91, vielleicht auch Fig. 80, indessen sind dieselben so selten, dass ein Zweifel, ob man diese oder jene als normale anzusehen hat, nicht aufkommen kann. Sie sind aber werthvoll, weil sie den Weg angeben zu der Erklärung der oben beschriebenen stark verzerrten. Die Ursache der Auseinanderbiegung der vier Fäden eines Segments liegt meiner Ansicht nach darin, dass die Lininfasern, welche sich zwischen dem Segment und der Membran straff ausspannen und das erstere im Kernraume in der Schwebe erhalten, Zeit gehabt haben, sich noch weiter zu contrahiren und hierdurch die Fäden auseinander zu ziehen.

Da, wie wir sehen werden, diese Lininfasern nichts Anderes sind als die künftigen Spindelfasern, so kann man auch so sagen, dass die Kontraktion derselben, durch welche später die Trennung der Tochterchromosome von einander erfolgt, hier abnorm zu früh eingetreten ist, aber hier nicht die ganzen Fäden betroffen hat, sondern nur die Enden, so dass sie auseinandergebogen, in der Mitte aber noch durch die Kittmasse zusammengehalten werden. Es ist klar, dass in den Fällen, wo diese Kontraktion nur gering ist, das Bild sich nicht stark verändern wird, jedenfalls leicht auf das normale zurückzuführen ist, dass dagegen in den Fällen, wo sie eine sehr beträchtliche ist, die Figur so verzerrt wird, dass nur bei sehr günstiger Lage es gelingt, auch wenn man die Entstehungsweise kennt, das richtige Bild zurecht zu konstruiren. Je länger die Segmente sind, um so schwerer ist es natürlich, ein Verständniss des Bildes zu gewinnen.

Sind die Segmente erst kürzer und dicker geworden, so

erreicht die Auseinanderbiegung der vier Tochterfäden nicht mehr einen so hohen Grad, und daher stimmen auf diesen späteren Stadien meine Figuren wieder ziemlich genau mit denen O. Hertwig's überein.

Bevor ich zur Darstellung der Theilungen der Spermatocyten übergehe, muss ich noch einer kleinen Aenderung gedenken, welche sich auf die Begrenzung des zweiten Abschnittes der Hodenröhre durch O. Hertwig bezieht. Van Beneden und Julin haben diese der ersten, die Spermatogonien enthaltenden Zone folgende zweite oder Wachsthumszone (O. Hertwig) begrenzt von dem Ruhestadium der Kerne der Spermatocyten bis zum Beginn der Theilungen, welche der dritten Zone, der Theil- oder Reifezone (O. Hertwig) angehören; O. Hertwig dagegen verlegt den Anfang dieser letzten Zone „in die Gegend der Hodenröhre, wo die Samenmutterzellen nach beendetem Wachsthum an ihren Kernen die ersten Vorbereitungen (Prophasen) für den Eintritt einer neuen Theilperiode erkennen lassen", d. h. wo der Klumpen sich aufzulösen beginnt und ein Faden sich ausbildet. Da aber bereits lange vorher die Spaltungen erfolgt sind, und diese doch unzweifelhaft ebenfalls zu den Prophasen gehören, so scheint mir die Begrenzung der zweiten Zone, wie sie die belgischen Forscher festsetzen, den Verhältnissen besser zu entsprechen. Die Wachsthumszone würde also die Spermatocyten einschliessen bis zur fertigen Ausbildung der Spindel oder wenigstens der Chromosome. Ich müsste deshalb in diesem Abschnitt auch noch die Spindelbildung darstellen, indessen erscheint es mir für die Darstellung zweckmässiger, dieselbe im Zusammenhang mit den Theilungen zu besprechen.

C. Die Theilungen.

(Taf. XII. Taf. XIII.)

Da die beiden Theilungen der Spermatocyten sehr eingehend von O. Hertwig (34) untersucht worden sind, so konnte es nur meine Aufgabe sein, seine Darstellung in Bezug auf zwei Punkte, welchen jener Forscher weniger Aufmerksamkeit geschenkt hatte, zu erweitern, erstens in Bezug auf die Ausbildung der Spindel, und zweitens auf die Art und Weise der Ueberführung der Chro-

mosome nach Beendigung der ersten Theilung in die Aequatorialplatte der zweiten Spindel. Da hierfür eine genaue Verfolgung der ganzen Processe nothwendig war und sich an verschiedenen Stellen auch noch einige andere Ergänzungen und Berichtigungen der Hertwig'schen Darstellung ergaben, so sehe ich mich gezwungen, die Beschreibung des ganzen Verlaufes der beiden Theilungen zu wiederholen, ich werde mich aber dort, wo ich nur die Angaben jenes Forschers bestätigen kann, sehr kurz fassen und verweise auf jene Arbeit.

Ich schicke voraus, dass alle Präparate, welche dieser Darstellung zu Grunde liegen (Taf. XII, XIII), nach der Methode „Platinosmiumessigsäure — Holzessig" behandelt sind.

Zuerst untersuchte ich die Varietät bivalens und fand hier in Betreff der Spindelbildung genau diejenigen Verhältnisse, wie sie besonders Flemming in seinen letzten Arbeiten (19, 20, 22) so klar auseinandergesetzt hatte, nämlich einen Aufbau des achromatischen Theiles der Spindel aus Kernsubstanz und aus Zellsubstanz, indem genau, wie jener Forscher glaubte, die Spindelfasern zum grössten Theile aus dem Liningerüst des Kernes hervorgingen, nur ihre äussersten Enden den Centrosomen, also der Zellsubstanz ihren Ursprung verdankten. Ich hatte zwar die Centrosome erst auf sehr späten Stadien gefunden, ich war aber von der Ansicht, dass sie permanente Organe der Zelle seien und im Protoplasma dauernd ihre Lage haben, so sehr überzeugt, dass ich die Frage der Spindelbildung im obigen Sinne für völlig entschieden hielt, und dass auch die Varietät univalens ganz dieselben Verhältnisse zeigen würde, zumal O. Hertwig angibt, dass er die Centrosome in derselben Weise und zu derselben Zeit wie bei bivalens ausserhalb des Kernes beobachtet hat.

Mein Erstaunen war daher gross, als mir das erste Thier von univalens die Centrosome im Kern, nicht ausserhalb desselben zeigte. Die Stadien bis zur fertigen Spindel liessen sich mit solcher Uebersichtlichkeit und Leichtigkeit an einander fügen, dass ich die Zweifel, welche mir immer wieder an der Richtigkeit der Beobachtung wiederkehrten, unterdrücken musste, vor allem konnte die Möglichkeit, es könnten die Centrosome in Folge einer anderen Schnittrichtung nur scheinbar im Innern, in Wirklichkeit aber ausserhalb des Kernes liegen, mit voller Sicherheit ausgeschlossen werden.

In Folge dieser Beobachtung muss ich in diesem Kapitel von der bisherigen Eintheilung abweichen und zuerst mit der Darstellung der Spindelbildung bei univalens beginnen.

Da die angegebene Methode nicht ausreichte, um das Centrosom in seinen frühesten Stadien, geschweige denn bis zu den Ursamenzellen zurück klar erkennen zu lassen, so werde ich mit dem Stadium beginnen, wo dasselbe bereits seine volle Grösse erlangt hat, und seine Veränderungen bis zur fertigen Spindel verfolgen und dann auf die Beobachtungen über sein frühestes Erscheinen eingehen.

Das Stadium (Fig. 115, 116) schliesst an dasjenige an, welches als letztes im vorigen Kapitel besprochen worden ist. Das viertheilige Chromosom ist fertig ausgebildet, es liegt noch der Membran an, der Nucleolus hat bedeutend an Grösse verloren, man findet auch häufig neben einem grösseren noch kleinere kugelförmige Gebilde, welche, da sie in ihren Eigenschaften sich ganz gleich verhalten, von jenem, wie schon O. Hertwig vermuthet, durch Abspaltung entstanden sein dürften. Die Kernmembran ist noch völlig erhalten; gewöhnlich zeigt sie sich etwas geschrumpft; ob dieses allein der Konservirung zuzuschreiben ist, oder ob eine Aenderung der Beschaffenheit der Membran oder Austritt von Kernsaft die Ursache ist, kann ich nicht sicher entscheiden, doch möchte ich das letztere für wahrscheinlich halten, weil ich eine derartige Schrumpfung auf früheren Stadien nicht gefunden habe und auch bei bivalens nicht, wenn ich in gleicher Weise bei der Konservirung verfahren bin.

Ausser dem Chromosom, den Nucleolen (n) und Lininfäden fällt im Kerne sofort ein von allen ganz verschiedener Körper auf, das Centrosom (c). An Grösse (Fig. 115, 116) übertrifft es bei weitem jeden, auch den grössten unter den Nucleolen, die Form ist meist die einer Kugel, doch ist sie an der Peripherie seltener glatt (wie Fig. 116), meist überall in Spitzen mehr oder weniger stark ausgezogen, so dass im Schnitt die Form mehr sternförmig erscheint; von diesen Spitzen strahlen Lininfäden nach allen Seiten, zum Chromosom und zur Kernmembran aus, die in ihrem Aussehen ganz denen gleichen, welche, wie ich früher beschrieben habe, zwischen Chromosom und Membran ausgespannt sind und das erstere in der Schwebe erhalten. Der Binnenraum des bald fast kugeligen, bald mehr sternförmigen

Körpers erscheint homogen, matt, weit weniger lichtbrechend als die Nucleolen, ist heller als diese, aber etwas dunkler als der umgebende Kernsaft, von dessen Grunde sich das Centrosom deshalb sehr klar abhebt, weit besser als auf späteren Stadien, wenn es erst am Spindelpol im Protoplasma liegt. Das Centrum des Centrosoms wird von einem, wie es scheint, kugeligen, sich dunkel färbenden Korn, dem Centralkorn, eingenommen. Die Lage des Centrosoms ist sehr verschieden, bald excentrisch im Kernraum, bald in der Mitte, bald nahe, bald entfernt vom Chromosom.

In vielen Kernen in diesem Abschnitt der Hodenröhre begegnet man noch anderen Formen des Centrosoms, welche ich als Theilungsstadien auffasse. Die kugelige Form geht in eine gestreckte, längliche über, in der Mitte des Körpers beginnt eine Ringfurche einzuschneiden, gleichzeitig bemerkt man eine Streckung und weiter eine Durchschnürung des Centralkornes (Fig. 117—121); die beiden Hälften desselben rücken auseinander und nehmen die Centren der in Folge des fortgesetzten Einschneidens der Ringfurche deutlich werdenden Hälften ein. Bald erfolgt die völlige Durchschnürung und damit ist die Theilung des Centrosoms in zwei halb so grosse vollendet (Fig. 122, 123). Ein jedes nimmt alsbald wieder die kugelige Form an. Nach vollendeter Theilung (Fig. 124—130) beginnen die beiden Tochtercentrosome auseinander zu rücken und zwar, wie der weitere Verlauf zeigt, in der Längsrichtung, also nach den zwei Polen der künftigen Spindel. Zwischen den zwei Centrosomen ziehen Fasern von einem zum anderen, die deutlicher werden, je weiter jene sich von einander entfernen; es bildet sich gleichsam eine kleine Spindel ohne Aequatorialplatte aus, ich möchte sie der Centralspindel Hermann's (31) gleich setzen. Ob sie durch Verknüpfung von Fasern eines jeden Centrosoms entsteht, oder ob Fasern des einen sich am anderen festsetzen, muss ich dahin gestellt sein lassen. Ich habe das Vorhandensein dieser Centralspindel nur in den Stadien konstatiren können, in welchen die Centrosome noch im Kernraum sich befinden, später nicht mehr. Es mag ja möglich sein, dass sie auch später noch vorhanden ist, dass nur in Folge einer ungünstigen Schnittrichtung oder in Folge ungünstiger Lage sie übersehen wurde, indessen halte ich diese Möglichkeit für nicht wahrscheinlich, da ich zu viele Kerne durchmustert habe, und diese die verschiedensten Lagen zeigen, und ich die Central-

spindel nicht ein einziges Mal gesehen habe. Wie dem auch sei, mit Sicherheit glaube ich angeben zu können, dass sie mit den eigentlichen, die Ueberführung des Chromosoms in die Aequatorialplatte und die Trennung der Tochterchromosome bewirkenden Spindelfasern Nichts zu thun haben. Denn diese gehen hervor aus den vom Centrosom zum Chromosom ziehenden Fasern, welche ich schon beschrieben habe; auch nach der Theilung und zur Zeit des Vorhandenseins der Centralspindel lassen sich diese Fasern konstatiren und bis zur fertigen Spindel kontinuirlich verfolgen. Durch die Verbindung des Chromosoms mit den Centrosomen und der beiden Centrosome unter sich durch Fasern erhalten wir die Figur eines Dreiecks, dessen Ecken durch das Chromosom bezw. die Centrosome eingenommen werden (Fig. 124—130). Dasselbe ist Anfangs spitzwinklig, geht dann aber, je weiter die Centrosome auseinander rücken, in ein rechtwinkliges und zuletzt in ein stumpfwinkliges über.

Gleichzeitig mit dem Auseinanderweichen der Centrosome erfolgt eine Streckung des Kernes in derselben Richtung. Die Membran war, soweit sich konstatiren lässt, bis jetzt noch überall geschlossen, doch bemerkt man jetzt, wenn die Centrosome sich den Spitzen des ausgezogenen Kernes nähern, hier Lücken auftreten, sei es dadurch, dass die Membran sich hier auflöst, oder dass sie durch die Centrosome auseinandergedrängt wird (Fig. 131—136). Der ganze Kernraum hat jetzt etwa die Form von zwei an ihren weiten Mündungen auf einander stehenden Trichtern, in deren engen Oeffnungen je ein Centrosom steckt. Durch das Auftreten dieser Lücken ist eine direkte Verbindung zwischen dem Protoplasma und dem Kerninhalt gegeben, welche auch sofort bestimmte Folgen erkennen lässt. Auf der Aussenseite der Kernlücken sammelt sich ein dotterfreier Hof von Zellprotoplasma an, anfangs von geringer, bald aber bedeutenderer Ausdehnung. In diesen hinein strahlen jetzt Fasern von dem noch auf der Grenze zwischen Kern und Protoplasma steckenden Centrosom. Die immer deutlicher werdende radiäre Anordnung der Dotterkörner (Fig. 134, 136) lässt wohl schliessen, dass die Fasern weiter gegen die Peripherie der Zelle vorgedrungen sind; ich habe jedoch, wie ich hervorheben will, die Fasern nicht über den Rand des dotterfreien Protoplasmahofes hinaus verfolgen können. Durch Auflösen der Membran oder durch fortgesetztes

Vorrücken der Centrosome oder vielleicht durch beides wird bald erreicht, dass die letzteren ganz im Protoplasma zu liegen kommen. Es ist deshalb schwer zu entscheiden, weil zu dieser Zeit auch die Zelle sich in der Längsrichtung der künftigen Spindel streckt, und daher man nicht beurtheilen kann, ob der verschiedene Abstand der Centrosome von der Zelloberfläche gegen früher diesem Umstande oder einer Bewegung bezw. Stillstehen der Centrosome zuzuschreiben ist. Auf diesem Stadium ist die Centralspindel nicht mehr nachzuweisen, dagegen sind die Spindelfasern in continuirlichem Zusammenhange mit dem Chromosom zu verfolgen. Es scheint, dass erst von dem Moment an, wo die Centrosome durch die polwärts zwischen die Dotterkörner hindurch dringenden Fasern eine Verbindung mit der Zellperipherie gewonnen haben, der letzte Process der Spindelbildung, die Ueberführung des Chromosoms in die Aequatorialebene, den Anfang nimmt. Während es bisher excentrisch im Kernraum lag, entweder direkt an der Membran oder etwas von ihr entfernt und dann durch Lininfäden mit ihr verbunden, rückt es jetzt dem Zuge der sich contrahirenden Spindelfasern nachgebend von derselben ab und bewegt sich gegen die Mitte hin. Da man nur Schnitte vor sich hat und deshalb dasselbe Chromosom nicht von allen Seiten betrachten kann, und da es schwer, meist unmöglich ist, einzelne Spindelfasern mit Sicherheit vom Centrosom bis zum Chromosom zu verfolgen, so muss ich die Frage unentschieden lassen, ob die Fasern eines Centrosoms von Anfang an sich nur an einem Paare von Tochterchromosomen ansetzen, wie die fertige Spindel zeigt (Fig. 137), oder ob die Fasern Anfangs an beliebigen Stellen mit dem Chromosom verbunden sind, mithin ihre ersten Ansatzpunkte aufgeben und neue gewinnen. Ersteres wäre wohl nur dann möglich, wenn die Fasern der Centrosome erst nach der Theilung mit dem Chromosom in Verbindung treten würden. Die Beobachtung aber macht es eher wahrscheinlich, dass diese Verbindung auch schon vorhanden ist auf dem Stadium, wo noch das Centrosom ungetheilt ist (Fig. 119, 120). Doch will ich zugeben, dass auch eine Täuschung vorliegen kann, indem jene Fasern nur in der Richtung auf das Chromosom ziehen, in Wirklichkeit aber sich nicht an ihm, sondern an der Kernmembran wie die übrigen festsetzen. Wenn man indessen bedenkt, dass das Chromosom vor seiner Ueberführung

in die Aequatorialplatte der Spindel zu den Centrosomen eine völlig verschiedene, oft eine definitiv entgegengesetzte Stellung zeigt, so erscheint es kaum verständlich, wie die Fasern sofort die definitiven Ansatzpunkte treffen können; wahrscheinlicher wäre es anzunehmen, dass die Fasern zuerst beliebig mit dem Chromosom sich verbinden und dann erst kurz vor oder während der Ueberführung des letzteren die richtige Anordnung herbeigeführt würde. Eine sichere Entscheidung dieser Frage kann nur das Studium eines günstigen Objektes herbeiführen, z. B. der Ovocyten von Ascaris megalocephala, da man hier das Objekt von allen Seiten betrachten und die einzelnen Fasern verfolgen kann. Hier scheint es nach den Beobachtungen Boveri's (6), dass „alle Fädchen, die von der einen Kugel an ein Element herantreten, sich ausschliesslich an die eine Schmalseite desselben festsetzen, alle von der anderen Kugel stammenden ebenso ausschliesslich an die andere". Hier erfolgt dieser Vorgang sicher erst, nachdem das Centrosom sich getheilt hat und die beiden Hälften auseinandergerückt sind.

In der fertigen Spindel (Fig. 137) liegt das viertheilige Chromosom stets derart, dass je ein Tochterpaar den Polen zu gerichtet ist. Bei Seitenansichten erblickt man entweder alle vier Theile oder nur zwei, bei Polansichten stets nur zwei.

Da von diesem Punkte an die beiden Varietäten wieder ausser den durch die verschiedene Zahl und Masse bedingten Unterschieden fast ganz übereinstimmen, so werde ich erst auf die Formveränderungen der Chromosome sowie auf den weiteren Verlauf der Theilungen eingehen, nachdem ich die Spindelbildung auch bei bivalens beschrieben habe.

Bei der letzteren Varietät verläuft dieselbe scheinbar ganz verschieden und sie scheint schwer zu vereinen zu sein mit der von univalens. Ich habe von dieser Varietät vier Individuen untersucht, die nach derselben Methode (Platinosmiumessigsäure-Holzessig) behandelt waren, und bei allen dieselben Verhältnisse gefunden. Meine Beobachtungen bestätigen hier vollkommen die Angaben O. Hertwig's, erweitern sie aber noch in manchen Punkten.

Vorausschicken möchte ich, dass man zur Erkennung der Verhältnisse gezwungen ist, sehr dünne Schnitte zu machen, und dass deshalb die chromatischen Segmente stets mehr oder weniger

stark zerschnitten werden. Die in den Fig. 177—185, 187 (Taf. XIII) abgebildeten Stadien folgen bald der Quertheilung des einen Fadens, entsprechen mithin ungefähr dem auf Fig. 48, 49 abgebildeten Stadium.

Auf dem frühesten Stadium (Fig. 177, 178), wo ich das Centrosom mit Sicherheit erkennen konnte, fand ich es als eine sehr kleine, mit einem Centralkorn versehene Kugel, von einem kleinen dotterfreien Protoplasmahof, in welchen sich Strahlen hinein erstreckten, umgeben und dem Kerne, meist in einer kleinen Delle (Fig. 178) ausserhalb anliegend. Würde der Protoplasmahof mich nicht aufmerksam gemacht haben, ich würde es schwerlich erkannt haben.

Diesem Stadium folgen bald andere, wo es bedeutend grösser geworden erscheint und wo man zwei nahe zusammen liegende Centrosome antrifft (Fig. 179, 180). Ich habe die Theilung des Centrosoms nicht im Einzelnen verfolgen können, und es könnte deshalb auch möglich erscheinen, dass von Anfang an, so wie es O. Hertwig gesehen hat, zwei vorhanden gewesen sind, indessen möchte ich dieses nicht annehmen und glauben, dass die Ursache dafür, dass ich kein Theilungsstadium gesehen habe, darin liegt, dass die Centrosome, wenn sie im Protoplasma liegen, besonders auf diesen frühen Stadien, weit schwerer zu erkennen und ihr Bau, ihre Grösse[1]) und ihre Formveränderungen festzustellen sind, als wenn sie im Kernraume liegen. Die beiden Centrosome beginnen nach der Theilung auseinander zu rücken, und es tritt zwischen ihnen wieder die Centralspindel auf (Fig. 180, 181), die besonders dann klar zu sehen ist, wenn man sie allein ohne den Kern vor sich hat (Fig. 182). Wenn die Centrosome sich weiter von einander entfernen, verschwindet die Centralspindel (Fig. 183—187); ob sie sich getheilt hat oder ob ihre Fasern sich der Kernmembran so eng anlegen, dass man sie nicht sehen kann, muss unentschieden bleiben, ich möchte aber das erstere annehmen, da ich von diesem Moment an keine von dem einen zum anderen Centrosom ziehende Fasern wieder gesehen habe. Die Centrosome wandern an der Membran entlang bis zu einem Punkte, welcher um 90° von der Stelle, wo das

1) Die verschiedene Grösse der Centrosome auf nahe zusammenliegenden Stadien in meinen Figuren mag zum Theil in der schwierigen Erkennung seinen Grund haben.

Centrosom zuerst erschien, entfernt liegt und welcher je einem Pole der künftigen Spindel entspricht (Fig. 187—190).

Während der ganzen Zeit, vom Auftreten der Centrosome bis zum Ende ihrer Wanderung scheint im Kerne völlige Ruhe zu herrschen, wenigstens lässt sich weder an den Chromosomen, sei es in Bezug auf die Lage oder auf die Form, noch an den sie haltenden Fasern nicht die geringste Veränderung wahrnehmen. Von dem Zeitpunkt aber an, wo die Centrosome ihre definitive Lage erreicht haben und von der Membran etwas abzurücken beginnen und wo die von ihnen ausgehenden Fasern die Dotterkörner radiär angeordnet haben oder, was wahrscheinlich dasselbe ist, an der Zellperipherie Stützpunkte gewonnen haben, treten Erscheinungen auf, welche sich nur auf ein Zusammenwirken der Kerntheile und der Centrosome mit ihren Fasern zurückführen lassen (Fig. 191 ff.). Sie bestehen einmal in der Bildung der Spindelfasern, dann in der Ueberführung der Chromosome in die Aequatorialebene und endlich in der Auflösung der Nucleolen und der Kernmembran. Was die Bildung der Spindelfasern betrifft, so erhebt sich zunächst die Frage, aus welchem Materiale bauen sie sich auf? Wie oben beschrieben ist, spannen sich nach allen Seiten von den Chromosomen zur Membran und zwischen den Chromosomen Fasern aus, die die ersteren im Kernraum in der Schwebe erhalten; weiter sahen wir, dass von den Centrosomen aus Fasern nach allen Seiten ausstrahlen, zum Theil gegen den Dotter, zum Theil gegen die Kernmembran; die letzteren Fasern treten zwar erst klar hervor, wenn die Centrosome etwas von der Membran abrücken, doch glaube ich, dass deshalb noch nicht die Annahme, sie seien vorher noch nicht vorhanden, gerechtfertigt ist. Beide Fasersysteme, sowohl das im Kern wie das ausserhalb desselben sich befindende, lassen sich nun in ununterbrochener Continuität bis zur fertigen Spindel verfolgen, so dass die etwaige Möglichkeit, es möchte das eine Fasersystem sich auflösen und das andere in den Kern eindringen oder, im anderen Falle, aus dem Kern austreten und sich mit dem Centrosom verbinden, von vornherein ausgeschlossen werden muss. Es bleibt meiner Ansicht nach keine andere Annahme übrig, als diese, dass die beiden Fasersysteme sich zu einem verbinden, selbstverständlich von jedem nur ein Theil, da weder die in den Dotter ausstrahlenden Centrosomfasern noch die im Kern

befindlichen nach den übrigen, nicht den Spindelpolen zugekehrten Seiten sich ausspannenden Fasern in die eigentliche Spindel einbezogen werden. Ich glaube, dass die Beobachtungen (vergl. Fig. 188 ff.) keinen anderen Schluss zulassen. Auch über den Zeitpunkt der Verknüpfung der Fasern scheint mir keine andere Lösung möglich. Denn gegen die Annahme, es könnte die Verbindung von Anfang an, also vom Auftreten des Centrosoms an, schon vorhanden gewesen sein, erheben sich mehrfache Bedenken: einmal müssten in diesem Falle die Fasern während der Wanderung der Centrosome um den Kern stets die alten Ansatzpunkte aufgeben und neue gewinnen und dann müsste wohl irgend eine Einwirkung auf die Chromosome und die im Kern liegenden Fasern sichtbar sein. Manchmal sieht man zwar, dass die inneren Fasern gegen die Centrosome ziehen und die gleiche Richtung zu haben scheinen wie die äusseren (z. B. Fig. 179, 181), indessen glaube ich, dass es sich hier nur um Zufälle handelt, die nicht ausbleiben können, da ja die inneren Fasern nach allen Richtungen sich ausspannen. Ich habe wenigstens niemals und so oft solche Bilder gesehen, wie man sie von dem Zeitpunkte an findet, wo die Centrosome ihre Lage an den Polen erreicht haben, und auf welchen mit voller Bestimmtheit sich wenigstens einzelne Fasern ununterbrochen durch die scheinbar noch intakte Membran von dem Centrosom zum Chromosom verfolgen lassen (Fig. 191, 192).

Weit schwierigere Fragen sind aber diejenigen, wie erfolgt die Verbindung der Fasern und ferner, verbinden sich nur diejenigen Fasern mit anderen vom Centrosom ausgehenden, welche ihre Ansatzpunkte an den Langseiten je eines Tochterpaares haben oder aber sind diese Ansatzpunkte anfangs nicht bestimmt, und müssen desshalb die Fasern dieselben aufgeben und erst allmählich die richtigen gewinnen? Was den ersten Punkt betrifft, so möchte ich glauben, dass, wenn man auch feine Lücken in der Membran, durch welche ein Austausch zwischen dem Kerninneren und dem Protoplasma permanent stattfindet, annehmen muss, doch die Möglichkeit, dass die Fasern ihre Ansatzpunkte an der Membran aufgeben und durch diese Lücken hindurch sich verbinden, auszuschliessen ist, weil die Fasern im Moment der Loslösung von den Insertionspunkten sich contrahiren würden. Ich halte es daher für wahrscheinlich, dass Theile der Membran,

welche man ja meist nur als ein sehr enges Gerüstwerk von Linin auffasst, die Verknüpfung herstellen. Doch ist dieses selbstverständlich nur blosse Vermuthung.

Die zweite Frage muss ich offen lassen, weil es auf Schnitten nicht möglich ist, mit voller Bestimmtheit die einzelne Faser in ihrem ganzen Verlaufe zu verfolgen und vor allen über ihre Enden volle Klarheit zu gewinnen. Da die Chromosome im Beginn der Contraktion der Fasern noch die verschiedensten, oft von der definitiven sehr abweichende Stellungen zu den Polen zeigen (Fig. 188—190), und diese auch während der Ueberführung lange beibehalten (z. B. Fig. 194), so wäre auch hier wie bei univalens die Vermuthung, dass die Fasern anfangs ganz verschieden sich mit den einzelnen Theilen eines jeden Chromosoms verbinden und erst allmählich die Anordnung der Fasern, wie man sie in der fertigen Spindel trifft, zu Stande kommt, nicht ganz von der Hand zu weisen. In der letzteren verbinden sich stets die Fasern eines Centrosoms mit den ihm zugekehrten Tochterpaaren von Chromosomen und zwar setzen sie sich nur an den Langseiten derselben an.

Fast gleichzeitig mit dem Beginn der richtigen Einstellung und der Ueberführung der Chromosome in die Aequatorialebene erfolgt eine Auflösung der Membran (Fig. 192—199). Sie erhebt sich gewöhnlich etwas an den den Polen zugewandten Seiten und klafft hier auch zuerst etwas auseinander, so dass der Schnitt die Membran in zwei Hälften zerlegt zeigt, die in Form einer Klammer die Chromosome und zum Theil die Spindelfasern einschliessen. Der Nucleolus ist auf diesem Stadium nicht mehr nachzuweisen. Je mehr die Chromosome ihrer definitiven Lage, welche dieselbe ist wie bei univalens, in welcher also je ein Tochterpaar jedes Chromosoms je einem Pole zugekehrt ist, sich nähern, um so mehr verschwinden auch diejenigen Fasern, welche nach den anderen Seiten der Kernmembran sich ausspannten und keinen Antheil an der Spindelbildung genommen hatten; ob sie sich auflösen oder ob sie nach Loslösung von der Membran so stark sich contrahiren, dass man sie nicht mehr erkennen kann, muss ich dahin gestellt sein lassen. Die Auflösung der Membran macht nur langsame Fortschritte, man kann noch Reste von ihr finden, wenn die Spindel schon in allen Theilen fertig gebildet zu sein scheint (Fig. 196, 198, 199). Bald nachher erkennt man, dass

die Dotterkörner in den ehemaligen Kernraum einzudringen beginnen, man sieht sie später den Chromosomen dicht anliegen und auch zwischen den Spindelfasern. Es ist dieses der sicherste Beweis, dass Substanzen des Zellleibes und des Kernes sich jetzt vermischen. Diese Beobachtung schliesst sich ganz an ähnliche an, welche von Zimmermann (72) und H. F. Müller (46) über das Eindringen von Pigment, bezw. Hämoglobin in den Kernraum nach der Auflösung der Membran bei Wirbelthieren gemacht sind.

Vergleichen wir jetzt noch einmal die Art der Entstehung der Spindel bei den beiden Varietäten, so scheint eine Vereinigung oder Zurückführung der beiden Modi auf einen kaum möglich. In dem einen Falle, bei univalens, tritt das Centrosom im Kerne auf, wächst und theilt sich hier, und die Hälften rücken dann nach zwei einander entgegengesetzten Punkten auseinander und treten durch Lücken der Membran in das Protoplasma über, die Spindelfasern gehen aus den Fasern hervor, welche vom Auftreten des Centrosoms an letzteres und das Chromosom verbinden, die Spindel ist mithin in allen ihren Theilen eine einheitliche Bildung, sie besteht nur aus Kernsubstanz. Bei bivalens dagegen wurde das Centrosom zuerst ausserhalb des Kernes im Protoplasma liegend gefunden, theilte sich hier, die Hälften rückten auseinander an der Aussenseite der Kernmembran entlang nach den künftigen Polen der Spindel, hier erfolgte erst durch die Kernmembran hindurch die Constitution der Spindel, diese erscheint mithin nicht als einheitliche Bildung, sondern an ihrem Aufbau nehmen Kernsubstanz und Zellsubstanz scheinbar Theil.

Dass derartige wichtige Processe noch dazu bei zwei so nahe verwandten Formen wie den Varietäten von Ascaris auf zwei ganz verschiedene Weisen verlaufen sollten, ist wohl kaum anzunehmen, jedenfalls ist es richtiger vorher zu prüfen, ob sich nicht beide nur als Variationen eines Modus auffassen lassen. Auch weisen die Beobachtungen, welche O. Hertwig in Bezug auf das Auftreten der Centrosome bei univalens machte, nach welchen sie nämlich ebenfalls wie bei bivalens ausserhalb des Kernes sichtbar werden sollen, darauf hin, dass Abweichungen vorkommen müssen. Es war deshalb mein Bemühen darauf gerichtet, noch andere Individuen von univalens auf diesen Punkt hin zu untersuchen; leider fand sich unter meinem nach derselben Methode conservirten Materiale nur noch ein einziges Individuum.

Da ich meine Arbeit abbrechen musste, war es mir nicht möglich, neues Material zu conserviren. Doch zeigte dieses eine Thier und ferner ganz vereinzelte Spermatocyten, welche ich nach vielem Suchen in der Hodenröhre des Thieres fand, das der oben gegebenen Beschreibung von univalens zu Grunde gelegen hatte, dass in der That Abweichungen in der Spindelentstehung vorkommen können, die zwar gering sind, aber doch Anhaltspunkte genug geben, um eine Zurückführung des Modus der Spindelbildung bei bivalens auf den von univalens wagen zu können.

Die Abweichungen bestehen im Wesentlichen darin, dass das bezw. die Centrosome zu einer etwas früheren Zeit aus dem Kern austreten. Bei dem zweiten Thier, welches ich untersuchte (Fig. 142—155), fand ich meist folgenden Verlauf: das Centrosom trat im Kern auf (Fig. 144), theilte sich hier (Fig. 145, 146, 147) und die Hälften traten dann durch Lücken aus dem Kern aus, wie sich an einzelnen Fällen sehr klar nachweisen liess, indem das eine Centrosom noch in der Lücke sass (Fig. 149, 152). Einmal fand ich das eine Centrosom schon ausserhalb des Kernes, das andere noch im Innern (Fig. 148). Die Spindel war somit einheitlich entstanden, aber die Auflösung der Membran schritt nun noch nicht sofort von den Lücken aus weiter fort, sondern die letzteren schlossen sich wieder zusammen, so dass man eine völlig intakte Kernmembran vor sich zu haben glaubte, welche innerhalb das Chromosom umschloss, der ausserhalb aber die Centrosome anlagen, während die Spindelfasern sie durchsetzten (Fig. 153—155). Man hatte somit Bilder vor sich, welche vollständig denen von bivalens auf den letzten Stadien glichen. In einigen wenigen Fällen aber — vielleicht ist ihre Zahl grösser, aber, da nur sehr günstig liegende Kerne das folgende Verhältniss zeigen können, so sind vielleicht die meisten Fälle mir entgangen — liess sich (Fig. 150, 151) nachweisen, dass schon das ungetheilte Centrosom aus dem Kern austrat und sich ausserhalb erst theilte. Auch die vereinzelten Fälle bei dem anderen Individuum (Fig. 138—141) zeigen dasselbe Bild. Wenn ich auch nicht eine ununterbrochene Serie bis zur fertigen Spindel gefunden habe, sondern nur vermuthen kann, dass die Stadien (Fig. 140, 141) sich an die in Fig. 138, 139 dargestellten anschliessen, so ist, glaube ich, die Annahme, dass das ungetheilte Centrosom sich ausserhalb des Kernes theilt, dass seine Hälften nach den

künftigen Spindelpolen auseinanderrücken und dass dann erst die Constitution der Spindel erfolgt, kaum zurückzuweisen. Diese Fälle würden somit noch mehr an bivalens anschliessen, und wir würden die Weise von bivalens völlig erklären, wenn wir annehmen, dass hier das ungetheilte Centrosom nicht erst, nachdem es seine volle zur Theilung nothwendige Grösse erreicht hat, aus dem Kern in das Zellprotoplasma übertritt, sondern noch etwas früher, dann nämlich, wenn das Centrosom noch nicht zu wachsen begonnen hat. Diese Vermuthung würde natürlich so lange eine solche bleiben, bis es gelingt, bei bivalens kurz vor dem Erscheinen ausserhalb des Kernes das Centrosom im Kern nachzuweisen. Dieses ist mir leider nicht gelungen. Doch bin ich überzeugt, dass die Ursache allein in der geringen Grösse des Centrosoms auf seinem frühesten Stadium liegt und weiter darin, dass man es nicht allein vor sich hat wie ausserhalb des Kernes und nicht umgeben von einem dotterfreien Protoplasmahof, sondern dass im Kern neben ihm noch viele andere kleine Körner vorhanden sind, welche wenigstens durch die von mir angewandte Methode keine genügenden Unterschiede bieten, um das Centrosom unter ihnen auffinden zu lassen. Selbst bei univalens, wo ich Schritt für Schritt rückwärts gehen konnte, und wo ich sicher wusste, dass es im Kern liegen musste, ist es mir nur gelungen, einige wenige jüngere Stadien (Fig. 111—114) aufzufinden, die ich deshalb mit Sicherheit als junge Centrosome ansprechen darf, weil in ihnen das Centralkorn klar erkennbar war, wodurch sie sich von Nucleolen unterschieden. Wenn aber der um das Centralkorn liegende, homogen erscheinende Mantel noch mehr an Grösse verliert, womit natürlich auch ein Kleinerwerden des Centrosoms Hand in Hand geht, so ist eine bestimmte Entscheidung nicht mehr möglich. So ist es mir zweifelhaft, ob das in Fig. 142 abgebildete Korn c — und ebenso in vielen anderen nicht gezeichneten Fällen — und auch die zwei kleinen in Fig. 143 dargestellten Kugeln (c), welche die Möglichkeit einer auf sehr frühem Stadium erfolgenden Theilung zeigen würden, wirklich Centrosome sind. Sie erschienen mir hauptsächlich deshalb verdächtig, weil von ihnen nach allen Seiten Strahlen auszugehen schienen. Ich muss die Entscheidung dieser Punkte, vor allem den Nachweis des Centrosoms im Kern auf noch früheren Stadien der Ausbildung der Chromosome, kurz seiner permanenten

Anwesenheit im Kern der Spermatocyten anderen überlassen, vielleicht bringt eine geeignete, nur für das Centrosom charakteristische Färbungsmethode weitere Klarheit.

Ehe ich die Beschreibung des weiteren Verlaufes der Theilungen fortsetze, sei es mir gestattet, noch kurz der Beobachtungen der früheren Beobachter zu gedenken. Van Beneden und Julin haben bereits bei bivalens die Centrosome gesehen, aber wie es scheint, erst auf dem Stadium, wo sie an den Polen ausserhalb des Kernes liegen. O. Hertwig (34) wies bei beiden Varietäten die Centrosome auf einem noch früheren Stadium nach, wo sie zwar schon getheilt sind, aber noch nahe zusammen der Kernmembran aussen anliegen; er beobachtete ferner auch ihre Wanderung nach den Spindelpolen. Die die folgenden Stadien darstellenden Figuren schliessen sich ganz den meinigen an, nur sind auf den Präparaten O. Hertwig's die Spindelfasern nicht erkennbar gewesen, und in Folge dessen giebt er auch keine Angaben über den Aufbau der Spindel.

In der Darstellung der Theilung war ich bis zu dem Punkte gekommen, wo der achromatische Theil der Spindel gebildet und wo das, bezw. die Chromosome — die Beschreibung hat von jetzt an, wenn nicht ausdrücklich hervorgehoben, Gültigkeit für beide Varietäten — in die Aequatorialebene übergeführt waren und die richtige Anordnung in der Spindel gefunden hatten. Ich habe vergessen, der eigenthümlichen Gestaltveränderung zu gedenken, welche die Chromosomen zur Zeit der Ueberführung und besonders nachher in der Aequatorialplatte zeigen. Während vorher der Contour eines jeden der vier Stäbchen eines Chromosoms, abgesehen von der durch die Zusammensetzung aus Körnern bedingten Höckerigkeit fast glatt (Fig. 111—131, 188—192) zu nennen war, erscheint er jetzt wie gezähnelt: auf der dem Pole zugekehrten Seite erhebt sich das Chromatin in viele Zacken, so dass das Stäbchen in der Seitenansicht das Aussehen eines Kammes hat. Am besten sieht man diesen Bau in den Uebergangsstadien zwischen der ersten und zweiten Theilung, wo wir ihn wieder treffen, darstellenden Fig. 218, 219. Betrachtet man das Stäbchen von vorn (z. B. Fig. 137, 200 und 218, 219), so erblickt man nur einen oder zwei Zacken, die grösser als bei Seitenansichten erscheinen. Die Ursache liegt darin, dass die vielen hinter einander liegenden Bilder sich summiren, und hierdurch eine Täuschung entsteht.

Jedes Stäbchen ist auf der dem zugehörigen Pole zugekehrten Seite mit vielen Fasern besetzt, und zwar haben diese — jedenfalls die meisten, wenn nicht alle — ihre Ansatzpunkte an den Zacken. Da das ganze Bild vollkommen jenen gleicht, welche wir schon bei der Ausbildung der Chromosome in den Ursamenzellen und in den Spermatocyten gefunden haben, so werden wir wohl hier dieselbe Erklärung anwenden dürfen, nämlich diejenige, dass durch die Contraction der Fasern das Chromatin an ihren Ansatzpunkten ausgezogen wird. Ja es dürfte wahrscheinlich die einzig mögliche Erklärung sein, denn wir sehen, dass die Zackenbildung am stärksten ausgeprägt ist, wenn die Contraction auch ihren höchsten Grad erreicht hat, nämlich kurz vor dem Beginn der Trennung, dass diese Erscheinung sich dagegen wieder allmählich verliert, und die Stäbchen wieder auf allen Seiten glatt erscheinen, wenn die Trennung und Ueberführung der Tochterchromosome bewerkstelligt ist, kurz das Fehlen und Vorhandensein, Schwäche und Stärke der Zacken parallel geht mit den verschiedenen Graden der Spannung der Spindelfasern. Genau dasselbe Bild, welches wir hier bei der ersten Theilung sehen, kehrt wieder bei der zweiten Theilung in derselben Weise, so dass ich mich darauf beschränken kann, auf die Abbildungen zu verweisen (Fig. 157—176, 202—228).

Da O. Hertwig bereits richtig geschildert hat, wie die vier Theile eines Chromosoms auf die Tochterzellen vertheilt werden, und ferner auch die Theilung der Centrosome vor Beendigung der Zelltheilung beobachtet hat, so kann ich nur auf seine Arbeit und meine Figuren verweisen, nur möchte ich abweichend von diesem Forscher bemerken, dass die Zahl der Verbindungsfäden, welche sich nach der Trennung der Chromosome aus der die Stäbchen zusammenhaltenden Bindemasse oder der lâme intermédiaire van Beneden's ausbilden und die Tochterchromosome während der Trennung verbinden, nicht 2, bezw. 4 beträgt, sondern dass die Fäden sehr zahlreich sind, wie man aus Seitenansichten erkennen kann. Sieht man den Stäbchen auf den Kopf, so hat man dasselbe täuschende Bild von 2, bezw. 4 sehr starken Fasern, welches auch die Spindelfasern in dieser Ansicht darbieten. Daraus, dass die Stäbchen auf der Seite, an welcher sich die Verbindungsfasern ansetzen, nicht in Zacken ausgezogen erscheinen, darf man wohl schliessen, dass diese Fasern

keinen grossen Widerstand nach einmal erfolgter Trennung dem Zuge der Spindelfasern entgegensetzen.

Wichtig für die Beurtheilung der zweiten Theilung, welche der ersten, wie durch O. Hertwig bekannt geworden ist, sofort folgt, ohne dass das Chromatin sich wieder in einer Vacuole vertheilt, kurz ohne dass ein Ruhestadium eingeschaltet wird, ist die Art und Weise, wie die Chromosome in die Aequatorialebene der neuen Spindel übergeführt werden. O. Hertwig berichtet hierüber folgendes (p. 45): „Bei Ascaris megalocephala univalens verliessen wir sie (die chromatischen Elemente[1]) auf dem Stadium, als sie nahe der Theilungsebene zu einem Paar zusammengefügt waren. Je mehr nun aber die Polkörperchen auseinander weichen um so mehr rücken die chromatischen Elemente in die Mitte zwischen beide Polstrahlungen, und um so mehr lockert sich ihr Zusammenhang; sie erfahren offenbar eine Drehung um ihre Basis, als welche wir die nach der ersten Theilungsebene gewandte convexe Seite bezeichnen wollen. So wird das Endresultat herbeigeführt, welches uns Fig. 16 darbietet: die ursprünglich gleichgerichteten Spitzen der chromatischen Elemente schauen nach entgegengesetzten Richtungen nach je einem Pol der Theilungsfigur, während sie sich mit ihrer convexen Basis berühren in der die Kernaxe halbirenden Ebene, welche zur zweiten Theilungsebene wird. Ein Element ist wieder dem einen Polkörperchen, das zweite dem anderen zugewandt." Die Schilderung für bivalens lautet im Wesentlichen ähnlich. Würde die Ueberführung wirklich in der obigen, von O. Hertwig geschilderten Weise verlaufen, so würde diese zweite Theilung mit Recht, wie es jener Forscher gethan hat, eine ganz andere Auffassung erfordern, als die erste. Denn so treten uns die 2 Theile des Chromosoms als völlig selbständig entgegen, eine derartige Drehung um ihre Basis hat zur Voraussetzung, dass die sie verbindende Linimmasse nicht die Bedeutung hat wie sonst bei gespaltenen Chromosomen, wo die Spalthälften continuirlich bis zu der Trennung in der Theilung durch sie fest verkittet erscheinen. Wenn die zweite Theilung der ersten gleichwerthig wäre, ebenfalls genau nach dem Typus einer karyokinetischen Theilung

1) Nach meiner Auffassung sind Hertwig's zwei Elemente nur zwei Theile eines Chromosoms, nicht zwei Chromosome.

verlaufen sollte, so müsste das zweitheilige Chromosom in toto gedreht werden, nicht aber jeder Theil für sich sich drehen.

Meine Beobachtungen haben mir nun gezeigt, dass in der That die Ueberführung nicht in der von Hertwig angegebenen Weise verläuft. Wenn die Zelltheilung ihrem Ende entgegen geht, dann liegen die beiden Chromosome bei bivalens, die bei der Ueberführung so nahe zusammengeführt sind, dass man nur eine Reihe von vier Theilen, nicht zwei von je zwei Theilen erblickt, nicht mehr frei im Dotter, sondern sie sind wieder in eine Vacuole eingebettet, deren Membran die zwei Centrosome, welche noch nahe beieinander, zuweilen übereinander (Fig. 206) liegen, dicht angelagert sind (Fig. 160, 206—210). Bei univalens (Fig. 158) konnte ich das Auftreten der Membran schon sehr frühe feststellen. Von jedem Chromosom lassen sich wieder wie vor der ersten Theilung nach allen Seiten zur Membran ziehende Fasern beobachten, die entsprechend der geringen Grösse des Kernraums sehr kurz sind. So weit ich erkennen konnte, schienen sie mir in keiner direkten Verbindung mit den ausserhalb liegenden Centrosomfasern zu stehen. Es erfolgt mithin wieder eine Kernbildung, welche sich aber von denen sonst nach der Theilung auftretenden dadurch wesentlich unterscheidet, dass das Chromatin, wie Pol- und Seitenansichten zeigen, unverändert bleibt, wie es aus der Theilung hervorgegangen ist, kein Ruhestadium durchmacht, und dass auch vielleicht als Folge davon keine Nucleolen auftreten. Derartige Bildungen von Kernmembranen zwischen erster und zweiter Theilung sind übrigens bei anderen Thieren besonders in der Ovogenese häufiger beobachtet. Ihre Bildung dürfte wahrscheinlich mit der Neubildung der Spindelfasern für die zweite Spindel zusammenhängen. Nach vollendeter Durchschnürung der Zelle beginnen die Centrosome auseinander- und von der Kernmembran abzurücken (Fig. 160, 209). Zu dieser Zeit verschwindet auch die Membran schon wieder, und man bemerkt die Centrosomfasern im Zusammenhang mit den Chromosomen (Fig. 161, 162, 211, 212). Wie diese Verbindung im Einzelnen vor sich geht, habe ich in Folge der Kleinheit der Verhältnisse nicht feststellen können. Zwischen den auseinanderrückenden Centrosomen zeigte sich auf günstigen Schnitten wieder die Bildung einer Centralspindel (Fig. 161, 212), die hier z. B. in Fig. 215 zuweilen eine grosse Ausdehnung erhält. Später habe ich von

ihr keine Spur mehr gesehen und vermuthe, dass die Fasern sich von einander gelöst haben. Da die auseinander rückenden Centrosome und die beiden in Folge der Contraction der Spindelfasern aus ihrer alten Lage, welche sie nach der ersten Theilung eingenommen hatten, sich entfernenden Chromosome (Fig. 162—169, 211—223) selten in einer Ebene liegen, so ist es schwer, übersichtliche Bilder, welche die Einzelheiten klar erkennen lassen, zu finden; besonders bei bivalens erhält man meist nur ein Chromosom auf dem Schnitt, welcher auch die Centrosome und die Spindelfasern zeigt. Ich kann deshalb hier noch weniger sicher entscheiden, in welcher Weise die Spindelfasern sich während dieser Zeit mit den Chromosomen verbinden, ob die Fasern eines Centrosoms nur an eine bestimmte Seite eines Stäbchens sich ansetzen oder ob im Anfang auch Fasern mit anderen Seiten sich verbinden, sich später aber wieder lösen, wofür einige Bilder, z. B. Fig. 162, 164, 169, 213, 214 sprechen könnten. In der fertigen Spindel ist jedenfalls nur eine Seite eines Stäbchens und zwar die dem Pole zugekehrte der ganzen Länge nach mit Fasern besetzt.

Mit voller Bestimmtheit kann ich aber behaupten, dass auf allen Stadien der Ueberführung die 2 Theile eines Chromosoms niemals ihren Zusammenhang lockern, dass ein jedes zweitheilige Chromosom in toto, als wenn es nur eins wäre, bewegt wird und in der Aequatorialebene genau die Zusammensetzung zeigt, welche es hatte am Anfang der ersten Theilung, während derselben und am Ende derselben (Fig. 162—170, 211—224). Dadurch, dass nach vollzogener Theilung die Zacken wieder schwinden und jetzt nach der Ueberführung in die Aequatorialebene wieder erscheinen, ist die Täuschung denkbar, dass die zwei Theile eines Chromosoms sich gelöst und um ihre Basis gedreht hätten. Die Zacken aber, welche wir bei der ersten Theilung beobachteten, liegen an einer ganz anderen Seite als diejenigen, welche wir jetzt wieder finden. Die Ueberführung der Chromosome erfolgt ganz in derselben Weise, wie ich sie für die zweite Richtungsspindel bei Branchipus feststellen konnte: das Chromosom verhält sich völlig passiv, es wird, so wie es ist, der neuen Ebene, welche auf der alten senkrecht steht, durch die Spindelfasern zugeführt. In der fertigen Spindel ist demnach wieder je ein Stäbchen des Chromosoms einem Pole zugekehrt, beide Stäbchen

werden bis zu ihrer Trennung durch die lâme intermédiaire zusammengehalten.

In Bezug auf den weiteren Verlauf der zweiten Theilung (Fig. 172—176, 225—228) habe ich der Darstellung, welche O. Hertwig giebt, nur berichtigend hinzuzufügen, dass auch hier die Zahl der Verbindungsfasern wie der Spindelfasern eine sehr grosse ist, nicht nur eine, bezw. zwei vorhanden sind.

Da von den im nächsten Kapitel folgenden Betrachtungen ein grösserer Theil dem Centrosom gewidmet sein wird, so halte ich es für nothwendig, vorher darauf hinzuweisen, dass unter „Centrosom" von den verschiedenen Forschern Verschiedenes verstanden wird, und zu erörtern, aus welchen Theilen meiner Ansicht nach dieses Gebilde besteht. Auszugehen haben wir von der Auffassung, welche die beiden Entdecker van Beneden und Boveri gegeben haben. Van Beneden bezeichnet als Polkörperchen nur das centrale Korn, während er die dieses zunächst umgebende helle Parthie, von der die Strahlen ausgehen, „Markzone" nennt und sie mit der sich an diese nach aussen anschliessenden dunkleren Zone oder „Rindenzone" als „Attractionssphäre" zusammenfasst. Boveri dagegen versteht, wenn ich ihn richtig deute, unter Centrosom das centrale Korn plus der „Markzone", während sein „Archoplasma" mehr mit van Beneden's „Rindenzone" zusammenfallen dürfte. Die meisten Forscher haben sich in der Bezeichnungsweise van Beneden angeschlossen, doch findet man zuweilen auch die Auffassung, welche der Boveri'schen nahe verwandt ist. So giebt z. B. Henneguy (30) an, dass er, da die helle Markzone sich zugleich mit dem Centralkörperchen theile, nicht aber die Rindenzone, letztere nicht zur Attractionssphäre rechnen könne; er versteht unter ihr vielmehr nur das Centralkorn und die helle Markzone. Meine Beobachtungen über das Centrosom lassen mich unbedingt für die Auffassung Boveri's entscheiden. Markzone und Centralkorn wachsen gleichzeitig, theilen sich gleichzeitig, sind nach aussen scharf abgesetzt, kurz alle Erscheinungen, welche man wahrnimmt, lassen beide als eins erscheinen. Centrosom ist meiner Ansicht nach das Centralkorn plus der hellen Zone.

Dass im Beginn des Auftretens der Centrosome die helle Zone kaum oder gar nicht sichtbar ist, sondern erst beim Wachsen hervortritt, kann meiner Meinung nach kein Einwand sein. Man pflegt doch auch das Chromatin nicht als Kern allein zu bezeichnen, sondern zählt zu ihm auch noch die Kernvacuole, obwohl diese im Anfang der Reconstruction ebenfalls nur sehr gering ist, ja zeitweise während der Theilung völlig verschwindet. Das Centrosom ist gewissermaassen ein Kern im Kern, der sich wenigstens bei Ascaris amitotisch theilt. Ob auch andere Theilungsmodi vorkommen, wie es die Befunde Platner's wahrscheinlich machen, müssen weitere Untersuchungen lehren.

Was die Rindenzone van Beneden's oder das Archoplasma Boveri's betrifft, so könnte man ihnen vielleicht den dotterfreien Protoplasmahof, der das Centrosom umgibt, wenn es in das Protoplasma übergetreten ist, gleich setzen; indessen möchte ich, da ich, so lange das Centrosom im Kerne lag, Nichts davon gesehen habe, denselben nicht als Bestandtheil des Centrosoms auffassen, sondern nur als eine Begleiterscheinung, welche immer auftritt, wenn jener Korntheil in das Protoplasma übertritt, und eine Folge der Einwirkung des ersteren auf das letztere ist.

II.

Allgemeiner Theil.

Die folgenden Betrachtungen sollen sich im Wesentlichen auf die Fragen beschränken, welche mit der vorliegenden Untersuchung in engem Zusammenhang stehen, vor allem also sollen die Folgerungen gezogen werden, welche der Befund des Centrosoms im Kern nach sich zieht, welche also die Lehre von der Entstehung der Spindel und die Frage nach dem Sitz der Vererbungssubstanzen, auf welche allerdings nur kurz eingegangen werden soll, betreffen, und dann soll geprüft werden, inwieweit der eigentliche Zweck der Untersuchung erreicht ist, nämlich eine Lösung des Reductionsproblems herbeizuführen.

Ich glaube hier auf die Anführung und Kritik aller derjenigen Beobachtungen, welche auf die Frage der Spindelbildung Bezug haben, verzichten zu dürfen, einmal aus dem Grunde, weil in der letzten Zeit verschiedene dieselben zusammenfassende und

übersichtlich ordnende Abhandlungen erschienen sind, besonders diejenigen Flemming's (19, 20, 22), und Solger's (59), und dann deshalb, weil ich nothwendig, wenn ich versuchen wollte, die Resultate der anderen Forscher mit den meinigen in Einklang zu bringen, dieses nur ausführen könnte, indem ich denselben eine ganz andere Deutung geben müsste als sie es gethan haben, und ich mich hierzu durch meine Beobachtung, weil sie die erste und einzige ist, noch nicht berechtigt halte.

Bevor das Centrosom entdeckt und in seiner Bedeutung als Theilungsorgan erkannt wurde, schenkte man der Frage, aus welchen Theilen baut sich der achromatische Theil der Spindel auf, nicht sehr grosse Aufmerksamkeit, da die kurz vorher gemachten Entdeckungen der Veränderungen des Chromatins, besonders der Spaltung, nothwendig auf diesen Kernbestandtheil als den wichtigsten hinwiesen und seine genaue Erforschung weit wichtiger erschien, als diejenige des achromatischen Theiles der Spindel. Sobald aber die glänzenden Beobachtungen van Beneden's und Boveri's die Bedeutung des Centrosoms klargelegt hatten, rückte jene Frage in den Vordergrund, und in rascher Aufeinanderfolge erschien eine Untersuchung nach der anderen, welche diejenigen neuen Räthsel, welche jene Beobachtung in sich barg, zu lösen versuchte, nämlich ob das Centrosom in allen Zellen oder nur gewissen Arten, ob es auch während der Ruhezeit in der Zellsubstanz verbleibt, ob es mithin ein permanentes Organ aller Zellen sei, und endlich noch diejenige Frage, wie weit ist das Centrosom oder allgemeiner die Zellsubstanz an der Bildung der Spindelfasern betheiligt.

Die Lösungen erfolgten sehr rasch und zwar, so darf man wohl sagen, für die ersten Fragen in bejahendem Sinne: das Centrosom ist ein besonderes permanentes Organ der Zelle neben dem Kern; die letztere Frage dagegen ist noch unentschieden geblieben, indem einige vor allem Strasburger (60—62), Boveri (6), Hermann (31) die Spindel ganz aus Zellsubstanz hervorgehen lassen, dagegen andere, besonders Flemming (19, 20, 22) der Kernsubstanz ebenfalls einen und zwar den grösseren Antheil zuschreiben.

Dass die Angaben über die Zellnatur des Centrosoms so bestimmt lauteten, hat vor allem darin seinen Grund, dass man es in jeder Art von Zellen ausserhalb des Kernes nachwies und auch

in den Zellen in dem Protoplasma liegend fand, welche sicher eine sehr lange Ruhepause zwischen zwei Theilungen hatten. Die Möglichkeit, dass es bei den Metazoen zeitweise im Kern seine Lage haben könnte, wurde selbst von solchen zurückgewiesen, welche vor den Arbeiten van Beneden's und Boveri's die ganze Spindel aus dem Kerne abgeleitet hatten. Nur ein einziger Forscher vertritt mit Entschiedenheit noch die Ansicht, den eigentlichen Sitz möchte das Centrosom im Kern und nicht im Protoplasma haben; es ist O. Hertwig in seinem Lehrbuch: „Die Zelle und die Gewebe". Er sagt p. 48: „Ich habe früher die Ansicht gehabt und halte sie aus Gründen, die ich später" (vergleiche das folgende Citat) „anführen werde, auch jetzt noch für beachtenswerth, dass die Centralkörperchen für gewöhnlich Bestandtheile des ruhenden Kerns selbst sind, indem sie nach der Theilung in seinen Inhalt eintreten und bei der Vorbereitung zur Theilung in das Protoplasma wieder austreten. Nur in besonderen Fällen würde das oder die Centralkörperchen auch während der Ruhe des Kernes im Protoplasma selbst verbleiben und dann gewissermaassen neben dem Haupt- noch einen Nebenkern darstellen. Bei dieser Auffassung würde es sich erklären, dass auch mit den neueren Methoden und optischen Hülfsmitteln sich Centralkörperchen für gewöhnlich neben dem ruhenden Kern im Protoplasma der Zellen nicht nachweisen lassen." Und p. 165 gibt er die Gründe für diese Ansicht an: „Für eine Abstammung der Polkörperchen aus dem Kern lässt sich geltend machen, erstens, dass man in der ruhenden Zelle, wenige Fälle ausgenommen, im Protoplasma etwas ihnen Entsprechendes nicht auffinden kann; zweitens dass bei Beginn der Theilung die Polkörperchen unmittelbar an der Oberfläche der Kernmembran auftreten und dann erst weiter vom Kern weg in das Protoplasma hineinrücken; drittens, dass bei dem Auftreten der Polkörperchen die Kernmembran häufig eingefallen ist, als ob aus einer kleinen Oeffnung Kernsaft ausgetreten sei; viertens, dass an manchen Objekten das Auftreten der Polkörperchen mit dem Zerfall der Nucleolen zeitlich zusammenfällt."

Die Beobachtungen, welche ich bei Ascaris megalocephala univalens gemacht und oben mitgetheilt habe, zeigen, dass die Vermuthung O. Hertwig's das Richtige getroffen hat. Ich glaube

kaum, dass man mir entgegen halten wird, die eine Beobachtung genüge nicht, um daraufhin für das Centrosom überhaupt die Kernnatur anzunehmen, besondere Verhältnisse haben es nur bei univalens vorübergehend, vielleicht auch nur zufällig, in die Kernvacuole mit eingeschlossen. Diesem etwaigen Einwande möchte ich einmal die Gründe, welche O. Hertwig anführt, bis auf den letzten, dem ich nicht unbedingt zustimmen kann, entgegenhalten, dann aber noch folgende hinzufügen. Wo man bisher das Centrosom ausserhalb des Kernes gefunden hat, ist es stets von einer Strahlung bezw. Archoplasma begleitet gewesen, selbst in den Zellen, wo es scheinbar dauernd in der Zellsubstanz verbleibt, z. B. Pigmentzellen (Solger 57, 58) und in Rhynchocölzellen bei Nemertinen (Bürger 12) u. a. aus Gründen, die noch nicht sich sicher bestimmen lassen, die aber wahrscheinlich mit der Natur der betreffenden Zellen und ihrer Bedeutung für den Organismus zusammenhängt; dagegen in allen den Fällen, wo man das Centrosom wohl während und kurz vor der Theilung, aber nicht in der Zwischenzeit zwischen zwei Theilungen ausserhalb des Kernes gefunden hat, hat man auch keine Strahlung beobachtet, und deshalb halte ich den Schluss für berechtigt, dass, weil die letztere fehlte, auch das Centrosom im Protoplasma fehlte. Weiter ist, glaube ich, die Folgerung unabweislich, dass wie bei univalens das Centrosom auch bei bivalens trotz der scheinbar verschiedenen Verhältnisse in Anbetracht der nahen Verwandtschaft der beiden Formen während der Zeit der Ausbildung der Chromosome im Kerne gelegen hat und nur etwas früher als bei univalens in das Protoplasma übergetreten ist. Da wir aber bei bivalens Verhältnisse in Bezug auf das Verhalten des Centrosoms gefunden haben, welche den bei anderen Thieren beobachteten sich völlig anschliessen, so folgt weiter, dass auch bei diesen Formen der Sitz des Centrosoms während der Ruheperiode der Zellen im Kern, nicht ausserhalb desselben sich befindet, und dass nur die Kleinheit des Körpers und die schwere Unterscheidung unter den übrigen Kernbestandtheilen es verhindert hat, ebenso wie bei bivalens, ihn zu erkennen. Wo die Theilungen wie bei der Reifung, bei der Furchung u. a. sich rasch aufeinander folgen, da wird es, wie durch Beobachtungen bereits festgestellt ist, ausserhalb des Kerns verbleiben, wo dagegen die Zwischenzeit zwischen zwei Theilungen eine längere

ist, und wo besonders während dieser Zeit in der Zelle Processe wie Wachsthum, Dotterbildung u. dergl. verlaufen, da dürfte es am Ende der letzten Theilung mit in die Kernvacuole eingeschlossen werden und hier bis zum Beginn der nächsten, wenn die Zelle für dieselbe reif ist, d. h. wenn die Veränderungen, welche dieselbe durchmacht, abgeschlossen sind, und wenn das Chromatin sich gespalten und wieder in den Chromosomen angeordnet hat, verharren.

Dies sind nur Vermuthungen, die Beweise müssen erst noch geliefert werden; selbst für univalens muss erst noch nachgewiesen werden, ob der späte Austritt des Centrosoms aus dem Kern die Regel ist, woran ich allerdings nicht zweifle. Da die Spindelbildung bei derartigem Verlauf jedenfalls die denkbar einfachste ist, bei frühem Austritt desselben aus dem Kern weit complicirter erscheint, so möchte ich die letztere Weise für secundär halten. Meiner Ansicht nach würde sie einen weiteren Schritt der Differenzirungen bedeuten, welche sich in der Zelle einander gefolgt sind. Der Sonderung in Protoplasma und Kern folgte eine weitere des letzteren in Chromatin und Achromatin oder bestimmter Centrosom, in den Träger der Vererbungssubstanz und in das Theilungsorgan, welches die richtige Vertheilung des Chromatins auf die Tochterzellen bewirkt und leitet.

Mit dem Nachweis der Kernnatur des Centrosoms erhält eine Frage, die, wie ich schon angedeutet habe, noch strittig ist, eine, ich möchte sagen, überraschend einfache Lösung, das ist die Frage nach der Entstehung der Spindel aus dem Protoplasma oder Kern; die Lösung lautet: Die Spindel setzt sich in allen ihren Theilen aus Kernsubstanzen zusammen, das Protoplasma hat keinen Antheil an derselben. Es ist mithin auf Umwegen das Resultat wieder erreicht, welches vor der Kenntniss der Centrosome und ihrer Bedeutung von den meisten als feststehend betrachtet wurde.

Damit ist aber noch nicht entschieden, aus welchen Theilen des Kernes geht die achromatische Spindel hervor. O. Hertwig scheint durch den Hinweis auf das Verschwinden der Nucleolen und das gleichzeitige Auftreten der Centrosome andeuten zu wollen, dass die letzteren aus Theilen der ersteren hervorgingen. Dieser Ansicht kann ich mich nicht unbedingt anschliessen. Es ist einmal nach meinen Beobachtungen — und auch nach denen

anderer Forscher, z. B. vom Rath's (50) — nicht richtig, dass die Nucleolen zur Zeit des Auftretens des Centrosoms schon verschwunden sind; sie sind, wie die Figuren auf Taf. XII u. XIII zeigen, noch überall vorhanden, wenn auch ihre Auflösung durch Zerfall in mehrere bereits eingeleitet ist; dann findet man auf dem Stadium, bis zu welchem ich das Centrosom zurück verfolgen konnte, noch verschiedene andere Körner im Kern, welche scheinbar nichts mit dem Nucleolus zu thun haben, aber eben so gut Zusammenhang mit dem Centrosom haben können; kurz ich will die Möglichkeit nicht völlig ausschliessen, dass das Centrosom im Nucleolus enthalten sein könnte, aber für wahrscheinlich halte ich es nicht, glaube vielmehr an ein freies selbständiges Fortbestehen desselben im Kern in der Form und Grösse etwa des Centralkornes. Spätere Untersuchungen, besonders mit Hülfe eines nur für das Centrosom charakteristischen Farbstoffes, müssen weitere sichere Anhaltspunkte bringen.

Ebenfalls noch nicht sicher erscheint mir die Abstammung der Spindelfasern. Zwar ist es wohl zweifellos, dass das achromatische Fadenwerk des Kernes, kurz das Linin, die Grundlage bildet, indessen geht aus demselben auch das Fadenwerk hervor, in welchem die Chromatinkörner während ihres Wachsthums eingebettet sind, und ferner endlich die lâme intermédiaire van Beneden's, welche die durch Spaltung getheilten Segmente und nur diese, nicht die Segmente unter einander und mit der Membran zusammenhält. Es erscheint mir nun sehr fraglich, ob diese drei achromatischen Substanzen, Spindelfasern, Gerüst und Lâme intermédiaire identisch sind, wenn wir bedenken, dass erstere die Eigenschaft der Contractilität besitzen, letztere beiden wahrscheinlich nicht, dass ferner die Aufgaben derselben völlig verschieden sind, indem die Spindelfasern unter Leitung des Centrosoms die Ueberführung der Chromosome in die Aequatorialebene und die Heteropolie (Flemming) bewirken, das Gerüst die Bahnen abgibt, in denen das Chromatin sich bewegt, die lâme intermédiaire wiederum dazu dient, das Zustandekommen der Spindel zu ermöglichen, indem sie die durch Spaltung entstandenen Tochterchromosome so lange fest zusammenhält, bis sie in die Spindel übergeführt sind, und bis ihre Trennung durch die Spindelfasern erfolgen kann. Zwar ist versucht worden, auch den Fäden des Gerüstes Contractilität zuzuschreiben und

durch sie sogar die Spaltung der Chromatinkörner erfolgen zu lassen (Rabl 49), indessen kann ich mich hierin nur Flemming (19, 20, 22), Boveri (6), Strasburger (62) u. a. anschliessen, dass hierfür nicht eine einzige Beobachtung anzuführen ist, im Gegentheil die gleichzeitig erfolgende Spaltung aller Körner, die scheinbar ohne jegliche gesetzmässige Anordnung verlaufenden Fäden auf diesen frühen Stadien u. a. zeigen an, dass die Spaltung eine selbständige Lebensäusserung des Chromatins ist. Man könnte einwenden, dass ich selbst in einzelnen Fällen Spaltung von achromatischen Fäden beobachtet habe; indessen muss ich dagegen bemerken, dass ich sie erst auf späten Stadien gesehen habe, wo die Spaltung der Chromatinkörner längst vollzogen war; ich möchte diese Erscheinung wenigstens nicht für die Ursache der Spaltung des Chromatins halten, sondern eher für die Folge derselben.

Ebensowenig scheint mir die Ansicht Strasburger's (62) gerechtfertigt, dass „die Spindelfasern nur das Substrat sind, an welchen die eigenmächtigen Bewegungen der Kernsegmente sich abspielen". „Sind die Bewegungsvorgänge im Kerne", sagt dieser Forscher, „während der Prophasen aktiver Natur, so ist nicht einzusehen, warum sie sich nicht in derselben Weise auch während der Metaphasen und der Anaphasen äussern sollten." Die Beobachtungen, welche die Lageveränderungen der Chromosome während der Ueberführung in die Aequatorialplatte bei der ersten und besonders der zweiten Theilung der Spermatocyten betrafen und welche ja nur vollständig diejenigen van Beneden's und Boveri's bestätigten, ferner die pathologischen Bilder in den Stadien, die kurz vor der Spindelbildung lagen, lehren, glaube ich, auf das Klarste, dass hier von einer aktiven Bewegung der Chromosome nicht gesprochen werden kann, sondern dass dieselben passiv durch die Spindelfasern geleitet werden. Wenn auch die Chromatinkörner selbstständig wandern können, so ist damit noch nicht erwiesen, dass auch die Chromosome diese Fähigkeit besitzen.

Somit kann ich mich nur, ausser in einem Punkte, dem weiteren Satz Strasburger's anschliessen, welcher folgendermaassen lautet: „Sollte sich für Protozoen, bezw. in beschränktem Maasse auch für Metazoen, eine Betheiligung der Kernsubstanzen am Aufbau der Spindelfasern endgiltig ergeben, dann möchte

ich freilich annehmen, dass in diesen Kernen, ausser den in pflanzlichen Kernen vertretenen Substanzen, auch noch die eigentliche Substanz der Spindelfasern enthalten sei. Die achromatische Substanz dieser Kerne im Ruhezustand würde somit nicht ihrer ganzen Masse nach dem Linin Frank Schwarz's entsprechen, sie würde vielmehr aus diesem Linin und aus Spindelfasersubstanz bestehen. Denn das Linin und Chromatin, wie sie durch Frank Schwarz in pflanzlichen Kernen unterschieden worden sind, gehen vollständig in der Bildung der Kernsegmente auf." Auch mir scheint das Wort Linin nur ein Sammelname für verschiedene Dinge zu sein. Es muss sich später zeigen, ob allen drei oben erwähnten Theilen verschiedene, nur gleichartig scheinende Substanzen zu Grunde liegen oder ob vielleicht die Substanz des Gerüstwerkes und der Lâme intermédiaire dieselbe ist, und ferner ob wirklich die Spindelfasern bei pflanzlichen Kernen einen anderen Ursprung haben sollten als bei thierischen, was mir wenigstens sehr unwahrscheinlich ist, da im Uebrigen die Kerntheilungsvorgänge fast durchweg völlige Identität in beiden Reichen zeigen oder doch zu zeigen scheinen.

Durch die Entdeckung des Centrosoms und besonders durch die spätere Untersuchung Fol's (23), welche den Nachweis brachte, dass bei der Befruchtung ausser den beiden Kernen auch die Centrosome beider Zellen sich vereinigten, wurden auch diejenigen Fragen stark berührt, welche auf die Befruchtung und Vererbung Bezug haben. Dem Centrosom wurde nicht nur die Bedeutung eines Theilungsorganes zuerkannt, sondern es sollte auch Träger erblicher Eigenschaften wie das Chromatin sein. Besonders R. S. Bergh (4) war der Vertreter dieser Ansicht und hat, wie es scheint, auch zahlreiche Anhänger gefunden. Da das Centrosom allgemein als Organ der Zelle angesehen wurde, so bekam der alte Satz: „Die Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier Kerne" eine neue Fassung und zwar in dieser Weise: „Die Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier Zellen." Der Nachweis des Centrosoms aber als eines Bestandtheiles des Kernes verhilft dem alten Satze wieder zu seiner vollen Gültigkeit, ja, wie ich glaube, gewinnt auch die Ansicht, dass das Chromatin der alleinige Träger der Vererbungssubstanz ist, eine neue kräftige Stütze, indem man wohl kaum annehmen kann, dass das Centrosom als Theil des Kernes

neben den Funktionen als Theilungsorgan noch andere hätte, für welche ein anderer Theil vorhanden ist, nämlich das Chromatin.

Der zweite Theil dieser Betrachtungen soll das Reduktionsproblem zum Gegenstand haben, doch werde ich hier nur hauptsächlich eine Seite, für deren Klarlegung ich neues Material durch diese Untersuchung gewonnen habe, berühren, weil ich diese Frage erst vor Kurzem in einer anderen Arbeit (10) ausführlicher behandelt habe. Da die nach jener Arbeit erschienenen Untersuchungen über diesen Gegenstand zum Theil nur die Ausführung der in vorläufigen Mittheilungen dargelegten Resultate sind, zum Theil zwar neu, aber sich der einen oder anderen Ansicht, die dort schon erörtert wurde, angeschlossen haben, so halte ich es für unnöthig, nochmals alle Gründe und Gegengründe zu erörtern, und glaube auf jene Arbeit verweisen zu dürfen. Nur in zwei Abhandlungen ist ein neuer Weg zur Lösung der Reductionsfrage angegeben, und dieser muss ich deshalb hier gedenken. Diese neue Ansicht wird von Haecker (26) und Rückert (54) vertreten. Der letztere schreibt: „Man darf das Keimbläschen der Eimutterzellen von Selachiern mit Bezug auf seinen wesentlichsten Bestandtheil, sein Chromatingerüst, als einen zu enormen Dimensionen heranwachsenden Tochterknäuel des Ureies ansehen, dessen Chromosomen verdoppelt und paarig angeordnet sind. Die Verdoppelung geschieht beim Uebergang des Ureies zur Eimutterzelle und zwar, wie sich mit Wahrscheinlichkeit darthun lässt, durch eine eigenthümliche Längsspaltung der Chromosomen im Dyaster der letzten Theilung des Ureies.“ Dieser Lösung kann ich mich in keiner Weise anschliessen; bei der Spermatogenese von Ascaris megalocephala gibt es nicht ein einziges Bild zwischen der Zone der Spermatogonien und derjenigen der Spermatocyten, welches sich in jenem Sinne deuten liesse, es ist zwischen beiden ein echtes Ruhestadium des Kernes vorhanden, von einem Fortbestehen der Chromosome der Spermatogonien kann keine Rede sein.

Der Punkt, welcher hier vornehmlich besprochen werden soll, betrifft die Auffassung der Spaltungen, welche man bei der Ausbildung der Chromosome der Spermatocyten beobachtet; es ist zugleich derjenige Punkt, für dessen Klarlegung diese Untersuchung in erster Linie unternommen wurde. Die meisten Forscher, welche das Vorkommen der beiden Spaltungen

beobachtet haben oder doch annehmen, unter ihnen O. Hertwig, mit dessen übrigen Ausführungen in Bezug auf die Reductionsfrage ich, wie ich schon früher (10) hervorgehoben habe, völlig übereinstimme, geben an, dass diese Spaltungen nicht der bei gewöhnlichen Theilungen vorkommenden gleichwerthig zu erachten seien, sondern eine ganz andere Auffassung verdienen, weil sie bei den Spermato- bezw. „Ovocyten" (Boveri, 8) auf früheren Stadien erfolge denn in anderen Fällen. Schon Flemming (19) hat nachweisen können, dass sie auch in Kernen anderer Zellen schon im frühen Knäuel eintreten kann und hat auf das Nachdrücklichste schon betont, dass es wahrscheinlich in der Regel so ist. Meine Untersuchung hat diese Ansicht vollauf bestätigt, denn in den Kernen der Spermatogonien von Ascaris konnte ich das Vorhandensein der Spaltung ebenfalls auf sehr frühen Stadien, wo die ersten Anzeichen für den Beginn einer neuen Theilung vorlagen, feststellen, in derselben Weise wie in den Kernen der Spermatocyten. Auf Grund dieser Beobachtungen und auf Grund von Erwägungen, die sich an dieselben anschliessen, kann meiner Ansicht die Spaltung der Chromatinkörner nicht nur sehr frühe eintreten, sondern sie muss die erste Prophase der neuen Theilung sein.

Mit Boveri (6) u. a. sehe ich in der Spaltung einen selbstständigen Fortpflanzungsakt des Chromatins. Die Reconstruction des Kernes, besonders die nach der Theilung erfolgende Auflösung der Chromosome in kleine Körner und deren gleichmässige Vertheilung durch den ganzen Kernraum hat einmal den Zweck, ein gleichmässiges Wachsthum derselben zu ermöglichen, wie man wohl jetzt allgemein annimmt, dann aber auch, um nach der Vollendung des Wachsthums bis auf die normale Grösse Eins eine genaue und gleiche Theilung aller Körner nach Quantität und Qualität ausführbar zu machen. Später ist, wenn die Körner sich erst wieder zusammenzuordnen beginnen, aus leicht ersichtlichen Gründen ein derartiges Resultat nicht mehr oder jedenfalls nicht ohne die complicirtesten Umordnungen in den Körnergruppen erreichbar. Da diese Theilung aber das Wesen der ganzen Karyokinese ausmacht, so halte ich alle diejenigen Erscheinungen, welche ihr folgen, wie das Ansammeln der Körner auf wenigen Fäden, ihre Vereinigung zu grösseren Körnern, der Zerfall eines Fadens in Segmente und schliesslich in Chromosome

für weniger bedeutend, sie verfolgen alle nur den Zweck, die Ueberführung der Spalthälften auf die Tochterzellen in der sichersten und einfachsten Weise zu ermöglichen. Da, wie es einleuchtend ist, diese Vertheilung unmöglich ist, wenn die Chromatinkörner durch den ganzen Kernraum vertheilt sind, so ist eine Verbindung derselben zu Verbänden, und zwar zuerst zu kleinen Gruppen, wodurch grössere Körner entstehen, dann weiter zu Segmenten und Chromosomen erforderlich, weil die Spindelfasern dann die Trennung der Spalthälften und ihre Ueberführung auf die Tochterzellen leichter und sicherer ausführen können. In der Vertheilung im Kernraum, in dem Wachsthum und in der Spaltung, und in der Zusammenordnung zu Verbänden sehe ich selbständige Lebensäusserungen des Chromatins, während von dem Moment, wo die Chromosome fertig gebildet sind, diese sich völlig passiv verhalten, und alle Veränderungen der Aktivität der Spindelfasern und des Centrosoms zuzuschreiben sind. Man hat so oft die Frage erhoben, ob das Chromatin oder das Centrosom den ersten Anstoss zu einer neuen Theilung gibt, und man hat meist dem letzteren Organ diese Bedeutung zugeschrieben. Ich möchte mich dieser Ansicht nicht anschliessen. Zwar glaube ich nicht, dass die Spaltung des Chromatins direkt die Theilung des Centrosoms bewirkt, letzteres unter der Herrschaft des ersteren steht, sondern ich betrachte beide Organe als gleichwerthig, als unabhängig von einander; diese Ansicht schliesst aber nicht diejenige aus, dass die Spaltung der Chromosome die alleinige Ursache für eine neue Zelltheilung, den ersten Anstoss zu ihr giebt, und dass in Folge dieses Vorganges auch das Centrosom bestimmt wird, ebenfalls zur Theilung und zur Lösung seiner Aufgaben sich vorzubereiten. Die Folge der Erscheinungen, welche mich die Untersuchung gelehrt hat, nämlich zuerst Spaltung der Chromatinkörner, dann Zusammenordnen in Chromosomen, dann Eingreifen des Theilungsorganes, halte ich für die primäre. Dass bei rasch aufeinanderfolgenden Theilungen das Centrosom sich früher theilt als das Chromatin, dürfte an dieser Ansicht nichts ändern, vor allem aber nicht einen Beweis abgeben dafür, dass die Theilung des Centrosoms den Anstoss zur neuen Theilung gibt oder gar das Wachsthum und die Spaltung des Chromatins u. s. w. veranlasst.

Es bedarf kaum einer näheren Auseinandersetzung, dass

diese Ansicht sich mit der Individualitätshypothese der Chromosome, welche in der Neuzeit besonders Boveri (6) vertritt, nicht verträgt. Die Chromosome sind für mich keine selbstständigen Individuen, sondern sie sind nur die Verbände für die zahllosen kleinen Chromatinkörner, welchen allein der Werth eines Individuums zukommt. Die für jede Art bestimmte Grösse und damit die Zahl der Chromosome ist allein bedingt durch die Höhe der Leistungsfähigkeit des Theilungsapparates. Hierdurch dürfte es sich erklären, dass die Grösse eines Tochterchromosoms bei einem Thier in allen Fällen die gleiche ist; denn selbst bei den viertheiligen Chromosomen hat ein jeder Theil [vergl. meine Arbeit (10)] doch dieselbe Grösse eines Theiles von einem zweitheiligen. Hiermit dürfte es weiter zusammenhängen, dass, wenn das Chromosom viertheilig ist, eine gedrungenere, kürzere Form annimmt als bei den gewöhnlichen Theilungen, wo es zweitheilig ist, weil eine Trennung von langen Fäden grössere Schwierigkeiten bereitet als eine solche von Kugeln oder kurzen Stäbchen.

Mag die vorgetragene Ansicht in Bezug auf den Zeitpunkt der Spaltung des Chromatins richtig sein oder nicht, so erweist sich doch durch den Nachweis, dass sie in den Spermatogonien ebenso früh eintritt, wie in den Spermatocyten, eine andere neue Auffassung dieses Vorganges bei den letzteren als hinfällig. Deutet man die eine Spaltung als den Fortpflanzungsakt des Chromatins, so muss man auch die andere ebenso deuten; und sieht man in ihr das wichtigste Moment in der ganzen mitotischen Theilung, so haben wir auch die Theilungen der Spermatocyten und Ovocyten in gleicher Weise aufzufassen. Da die Beobachtung für die zweite Spaltung, welche, wie ich glaube, gleichzeitig mit der ersten erfolgt, nicht die geringste Abweichung von der ersten lehrt, so ist es auch unmöglich, ihr eine andere Deutung zu geben, als man der ersten gibt.

Auch die übrigen Vorgänge, welche sich bei der Ausbildung der Chromosome der Spermatocyten abspielen, dürften keine Momente bieten, welche einer neuen Auffassung günstig sind, es sei denn, dass man in der excentrischen Anordnung des Chromatins zu einem Haufen eine Abweichung finden will. Indessen glaube ich, darf man wohl aus den Vorgängen, welche die isolirten, nicht in den Haufen einbezogenen Körner zeigen, schliessen,

dass sich im Haufen nichts anderes abspielt, sondern dass diese Anordnung nur in einem Zusammenhang steht mit der Bildung einer halb so grossen Zahl von Chromosomen als bei anderen Theilungen.

Auch Strasburger (61, p. 152) gibt neuerdings an, dass „für das Pflanzenreich ein anderer Theilungsmodus der Chromosomen an keiner Stelle in die geschlechtlichen Vorgänge eingreift. Dieser Theilungsmodus stimmt durchaus mit demjenigen in vegetativen Zellen überein, und fehlt jeder Anknüpfungspunkt zu einer anderweitigen Umdeutung desselben."

Stellt man die Beobachtungen über die Ausbildung der Chromosome in den Spermatogonien und Spermatocyten von Ascaris megalocephala zusammen, so ergibt sich folgendes Bild:

I. Ascaris megalocephala univalens.

1) Spermatogonien: es erfolgt eine einfache Spaltung der Chromatinkörner, diese ordnen sich in einem langen Faden an, dieser zerfällt in zwei Segmente, die definitiven Chromosome. Resultat: zwei einfach gespaltene oder zweitheilige Chromosome.

2) Spermatocyten: es erfolgt eine doppelte Spaltung der Chromatinkörner, diese ordnen sich in einem Faden an, dieser erfährt keine Theilung. Resultat: ein doppelt gespaltenes oder viertheiliges Chromosom.

II. Ascaris megalocephala bivalens.

1) Spermatogonien: es erfolgt eine einfache Spaltung der Chromatinkörner, diese ordnen sich in einem Faden an, derselbe zerfällt in zwei Segmente, diese weiter in vier. Resultat: vier einfach gespaltene oder zweitheilige Chromosome.

2) Spermatocyten: es erfolgt eine doppelte Spaltung der Chromatinkörner, diese ordnen sich in einem Faden an, derselbe erfährt nur eine Theilung in zwei Segmente. Resultat: zwei doppelt gespaltene oder viertheilige Chromosome.

Dieses Bild entspricht somit ganz demjenigen, welches ich bereits ohne eigene Kenntniss von Ascaris megalocephala auf Grund meiner Resultate bei Branchipus (10) von jener Form entworfen hatte.

Der Unterschied der Ausbildungsweise der Chromosome in den gewöhnlichen Kernen und in denen der Spermato- und Ovocyten besteht also allein darin, dass eine Quertheilung des Fadens unterbleibt, dagegen eine Spaltung mehr erfolgt. Das erstere bewirkt, dass die Zahl der Chromosome auf die Hälfte herabgesetzt wird, durch die zweite Spaltung wird im Verein mit dem Ausfall des Ruhestadiums zwischen den beiden Theilungen eine Halbirung der Masse erzielt.

Ist meine Ansicht über die Bedeutung der Chromosome richtig, so erfolgt bei diesen Theilungen keine Reduction der Zahl der Chromatinkörner, sondern nur eine solche ihrer Masse. Eine Reductionstheilung im Sinne Weismann's (69, 70) findet mithin nicht statt. Eine solche dürfte meiner Ansicht nach überhaupt unmöglich sein, wo wenigstens die Theilung auf karyokinetischem Wege erfolgt. In dieser Ansicht bestärkt mich wesentlich die Beobachtung Boveri's (9) „über die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala". Wenn eine mitotische Kerntheilung überhaupt ungleichartige Theilproducte zu liefern im Stande ist, der einen Tochterzelle anderes als der anderen zuführen kann, dann müsste man es hier erwarten, wo die Differenzirung zwischen somatischen und Geschlechtszellen einen so hohen Grad erreicht hat, dass sie sich sogar auf die Vertheilung des Chromatins erstreckt. Hier aber sehen wir, dass die „Ursomazellen" ebenso gut alles Chromatin erhalten wie die „Stammzellen", dass die Reduction erst später bei der weiteren Theilung der ersteren erfolgt und hier für beide Tochterzellen gleichmässig.

Scheint mir somit das Reductionsproblem, soweit das Chromatin in Frage kommt, im Wesentlichen gelöst zu sein, so knüpft sich an dieses sogleich ein anderes an, nämlich wie geht die Reduction der Centrosome vor sich. Sind dieselben nicht nur blosse Erscheinungen, sondern Organismen wie die Chromatinkörner, was wohl wenige bezweifeln, so müssen dieselben bei der Befruchtung in irgend einer Weise eine Reduction ihrer Masse erleiden, da sonst eine stete von Generation zu Generation fortschreitende Vergrösserung eintreten müsste. Da wohl anzunehmen ist, dass bei der zweiten Theilung der Spermatocyten bezw. Ovocyten dieselben noch dieselbe Grösse haben, wie bei der ersten und

bei jeder Theilung überhaupt, so folgt daraus, dass der Sperma- und Eikern je ein Centrosom von der ganzen Grösse besitzen, nicht wie das Chromatin in der halben Masse, und dass mithin die Reduction auch zu anderer Zeit und in anderer Weise erfolgen muss. Die bisherigen Beobachtungen scheinen zwei Wege anzudeuten: entweder das Centrosom des einen Kerns geht zu Grunde oder nimmt keinen Antheil an dem Aufbau der Furchungsspindel, oder beide bleiben erhalten, und es vereinigen sich, damit nicht doppelt so grosse entstehen, je zwei Hälften gleich nach der Theilung, wo sie nur die halbe Grösse haben, noch nicht wieder auf die Grösse Eins angewachsen sind, so dass zwei Centrosome von normaler Grösse entstehen. Die erstere Möglichkeit deuten die meisten Beobachtungen an, die letztere diejenigen von Fol (23), Guignard (24) und Blanc (5). Ob die beiden Modi wirklich vorkommen und nicht nur der letztere allein, hierüber müssen erst weitere Untersuchungen abgewartet werden.

Literatur.

1. Ed. van Beneden: Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand, Leipzig u. Paris. 1883.
2. Derselbe und Ch. Julin: La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bullet. de l'Académie roy. de Belgique. Jahrg. 53. 3 sér. T. 7. Bruxelles 1884.
3. Derselbe und A. Neyt: Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bullet. de l'Académie roy. de Belgique. Jahrg. 57. 3 sér. T. 14. Bruxelles 1887.
4. R. S. Bergh: Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zoolog. Anz. Bd. XV. 1892. Nr. 383.
5. H. Blanc: Note préliminaire sur la maturation et la fécondation de l'oeuf de la truite. Bull. de la Société Vaudoise des sciences natur. Vol. 27. Lausanne 1891.
6. Th. Boveri: Zellenstudien.
   1) Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. 21. 1887.
   2) Ebenda Bd. 22. 1888.
   3) Ebenda Bd. 24. 1890.
7. Derselbe: Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morph. u. Physiol. in München. Bd. V. 1889. H. 2.
8. Derselbe: Befruchtung. In: Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgeschichte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. Bd. I. 1891.

9. Derselbe: Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala, nebst Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Nematoden. Sitzungsber. der Gesellschaft für Morph. u. Physiol. in München. Bd. VIII. 1892.
10. A. Brauer: Ueber das Ei von Branchipus Grubii v. Dyb. von der Bildung bis zur Ablage. Anhang z. d. Abhandl. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Berlin 1892.
11. Derselbe: Zur Kenntniss der Herkunft des Centrosomas. Biolog. Centralbl. Bd. 13. Nr. 9 u. 10. 1893.
12. O. Bürger: Ueber die Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibeshöhlenflüssigkeit. Anatom. Anzeiger Jahrg. VI. Nr. 17.
13. Derselbe: Was sind Attractionssphären und ihre Centralkörper? Anatom. Anzeiger Jahrg. VII. Nr. 7 u. 8. 1892.
14. O. Bütschli: Ueber die sogen. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung. Verh. d. med.-naturhist. Vereins zu Heidelberg. Neue Folge Bd. IV. Heft 5. 1892.
15. R. Fick: Ueber die Befruchtung des Axolotleies. Anat. Anzeiger Jahrg. VII. Nr. 25, 26. 1892.
16. W. Flemming: Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. Th. III. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 20. 1882.
17. Derselbe: Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
18. Derselbe: Ueber Theilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attractionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
19. Derselbe: Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Th. II. Ebenda.
20. Derselbe: Ueber Zelltheilung. Verh. der Anatom. Gesellsch. auf der 5. Versamml. in München. 18—20. Mai 1891.
21. Derselbe: Attractionssphären und Centralkörper in Gewebszellen und Wanderzellen. Anatom. Anzeiger Bd. VI. 1891. Nr. 3.
22. Derselbe. Zelle. In: Ergebnisse der Anatom. u. Entwicklungsgeschichte, herausg. von Merkel u. Bonnet. Bd. I. 1891.
23. H. Fol: Die „Centrenquadrille", eine neue Episode aus der Befruchtungsgeschichte. Anat. Anzeiger Jahrg. VI. Nr. 9 u. 10.
24. M. L. Guignard: Nouvelles études sur la fécondation. Comparaison des phénomènes morphologiques observés, chez les plantes et chez les animaux. Annales des sc. natur. 7me sér. Botanique T. XIV. Paris 1891.
25. V. Haecker: Die heterotypische Kerntheilung im Cyklus der generativen Zellen. Berichte der Naturforscher-Gesellschaft Freiburg i. Br. Bd. VI. Heft 4. 1892.
26. Derselbe: Die Eibildung bei Cyclops und Canthocamptus. Zoolog. Jahrb. Bd. V. 1892.
27. Derselbe: Kerntheilungsvorgänge bei Mesodermbildung von Cyclops. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
28. D. Hansemann: Ueber Centrosomen und Attractionssphären in ruhenden Zellen. Anatom. Anzeiger Jahrg. VIII. Nr. 2 u. 3. 1892.

29. M. Heidenhain[1]): Ueber die Centralkörperchen und Attractionssphären der Zellen. Anatom. Anzeiger Bd. VI. Nr. 14, 15.
30. L. F. Henneguy: Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journ. de l'Anatomie et de la Physiol. Jahrg. XXVII. 1891. Paris.
31. F. Hermann: Beitrag zur Lehre von der Entstehung der Karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
32. O. Hertwig: Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena 1884.
33. Derselbe: Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
34. Derselbe: Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. 36. 1890.
35. Derselbe: Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.
36. Derselbe und R. Hertwig: Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
37. R. Hertwig: Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. kgl. bayr. Akad. d. Wiss. II. Cl. Bd. XVII. I. Abth. 1889.
38. Derselbe: Ueber Befruchtung und Conjugation. Verhandl. der Deutschen Zoolog. Gesellsch. Leipzig 1892.
39. Ishikawa: Vorläufige Mittheilung über die Conjugationserscheinungen bei den Noctiluceen. Zoolog. Anzeiger 1891.
40. Derselbe: Studies of reproductive elements. I. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journal of College of Science. Tokyo 1891. Vol. V.
41. A. Koelliker: Das Aequivalent der Attractionssphären E. v. Beneden's bei Siredon. Anatom. Anzeiger Jahrg. IV. 1889. Nr. 5.
42. Derselbe: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1889.
43. N. Kultschitzky: Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31. 1888.
44. Derselbe: Ueber die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888.
45. H. Lebrun: Les centrosomes dans l'oeuf de l'Ascaris. Anatom. Anzeiger Jahrg. VII. 1892. Nr. 19 u. 20.
46. H. Fr. Müller: Ein Beitrag zur Lehre vom Verhalten der Kern- zur Zellsubstanz während der Mitose. Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-nat. Cl. 100. Bd. 3. Abth. 1891.
47. Platner: Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. V, VI. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 33. 1889.
48. C. Rabl: Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. X. 1885.
49. Derselbe: Ueber Zelltheilung. Anat. Anz. 1889. Jahrg. IV. Nr. 15.

1) Die ausführliche Arbeit dieses Forschers über „Kern und Protoplasma“ (Leipzig 1892) konnte ich leider trotz vieler Bemühungen nicht erhalten.

50. O. vom Rath: Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.
51. W. Roux: Ueber die Bedeutung d. Kerntheilungsfiguren. Leipzig 1883.
52. J. Rückert: Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anatom. Anzeiger Jahrg. VII. 1892. Nr. 11.
53. Derselbe: Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anatom. Anzeiger Jahrg. VII. 1892. Nr. 4 u. 5.
54. Derselbe: Ueber die Verdoppelung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachiereies. Anatom. Anzeiger 1892. Jahrg. VIII. Nr. 2 u. 3.
55. W. Schewiakoff: Ueber die karyokinetische Kerntheilung der Euglypha alveolata. Morphol. Jahrb. Bd. XIII. 1888.
56. C. C. Schneider: Untersuchungen über die Zelle. Arb. aus dem zoolog. Inst. zu Wien u. Triest. T. 9. 1891.
57. B. Solger: Ueber pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. Mitth. aus dem naturw. Verein für Neu-Vorpommern und Rügen. Greifswald Jahrg. XXII. 1891.
58. Derselbe: Zur Kenntniss der Pigmentzellen. Anat. Anzeiger Jahrgang VI. Nr. 6.
59. Derselbe: Zelle und Zellkern. Thiermedic. Vortr. Bd. III. H. 1/2.
60. E. Strasburger: Die Controversen der indirecten Kerntheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23. 1884.
61. Derselbe: Histologische Beiträge Heft IV. Jena 1892.
62. Derselbe: Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zelltheilungsfragen. Anatom. Anzeiger 1893. Jahrg. VIII. Nr. 6 u. 7.
63. O. van der Stricht: Contribution à l'étude de la sphère attractive. Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique. Bruxelles. Jahrg. 62. 3 sér. T. XXIII. 1892.
64. F. Vejdovsky: Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. H. 1. Reifung, Befruchtung und die ersten Furchungsvorgänge des Rhynchelmis-Eies. Prag 1888.
65. M. Verworn: Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. ges. Physiol. (Pflüger) Bd. 51.
66. H. de Vries: Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.
67. W. Waldeyer: Ueber Karyokinese und ihre Beziehung zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888.
68. v. Wasielewski: Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 41. 1893.
69. A. Weismann: Amphimixis oder: Die Vermischung der Individuen. Jena 1891.
70. Derselbe: Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
71. Wiesner: Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz. 1892.
72. K. W. Zimmermann: Ueber die Theilung der Pigmentzellen, speciell der verästelten intraepithelialen. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. 36. 1890.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI, XII und XIII.

Alle Figuren sind gezeichnet bei Zeiss, Apochrom. Hom. Imm. 2.00, Apert. 1.30, Oc. 8, Vergr. 1060.

Behandlung: Heisses Sublimat, Färbung mit Hämatoxylin.

Fig. 1—10. Ausbildung der Chromosome in den Kernen der Spermatogonien von Ascaris megalocephala bivalens.

Fig. 11—54. Spermatocytenkerne von Ascaris megalocephala bivalens. n = Nucleolus.

Fig. 11. Ruhender Kern.

Fig. 12—15. Excentrische Anordnung des Chromatins.

Fig. 16—28. Doppelte Spaltung der Chromatinkörner und Vereinigung derselben zu grösseren Körnern. a in Fig. 19, 20 = viertheiliges Korn.

Fig. 29—32. Ausbildung eines Fadens.

Fig. 33—46. Ein langer Faden, a und b (Fig. 33—35) seine beiden freien Enden. Fig. 40—46 Verkürzung des Fadens.

Fig. 47—48. Zerfall des einen Fadens in zwei Segmente.

Fig. 49—54. Verschiedene Ansichten der zwei Segmente und ihre Verkürzung zu den zwei Chromosomen.

Fig. 55—59. Ausbildung der Chromosome in den Kernen der Spermatogonien von Ascaris megalocephala univalens.

Fig. 60—101. Spermatocytenkerne von Ascaris megalocephala univalens. n = Nucleolus.

Fig. 60, 61. Ruhende Kerne.

Fig. 62, 63. Excentrische Anordnung des Chromatins.

Fig. 64—89. Doppelte Spaltung der Chromatinkörner und Vereinigung derselben zu grösseren Körnern.

Fig. 90—104. Ausbildung und Verkürzung des einen Fadens zum Chromosom.

Fig. 105—107. Pathologisch veränderte Spermatocytenkerne von Ascaris megalocephala bivalens.

Fig. 108—110. Ebensolche von univalens.

Ascaris megalocephala univalens.

Behandlung: Platinosmiumessigsäure, roher Holzessig, Färbung mit Hämatoxylin.

Fig. 111—137. Auftreten des Centrosoms, seine Theilung, und Bildung der Spindel der ersten Theilung der Spermatocyten. n = Nucleolus, c = Centrosom.

Fig. 138—141. Vereinzelte Fälle über Abweichungen in der Spindelbildung bei demselben Thier wie Fig. 112—138. n = Nucleolus, c = Centrosom.

Fig. 142—155. Spindelbildung bei einem anderen Individuum. n = Nucleolus, c = Centrosom.

Fig. 156—158. Erste Theilung der Spermatocyten.
Fig. 159—171. Ausbildung der Spindel der zweiten Theilung.
Fig. 171—176. Zweite Theilung.

Ascaris megalocephala bivalens.
Behandlung: wie bei univalens.

Fig. 177—200. Auftreten des Centrosoms, seine Theilung, und Bildung der Spindel der ersten Theilung der Spermatocyten. n = Nucleolus, c = Centrosom.
Fig. 200—204. Erste Theilung.
Fig. 205—224. Bildung der Spindel der zweiten Theilung.
Fig. 225—228. Zweite Theilung.

Einige Bemerkungen zu Dr. P. Samassa's Publication über die Entwicklung von Moina rectirostris.

Von

Prof. **Carl Grobben** in Wien.

Im 3. Hefte des 41. Bandes vom Archiv für mikroskopische Anatomie hat Dr. P. Samassa eine Arbeit publicirt unter dem Titel: „Die Keimblätterbildung bei den Cladoceren. I. Moina rectirostris Baird". In dieser Publication werden die meisten bezüglichen in der von mir im Jahre 1879 veröffentlichten Abhandlung: „Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss der Anatomie der Phyllopoden" (Arbeiten des zoolog. Instit. zu Wien Bd. II) gemachten Angaben bestritten oder aber in Zweifel gezogen. Ich sehe mich in Folge dessen zu einer Entgegnung veranlasst, welche sich auf einige Punkte beschränken muss, da ich nicht in der Lage bin, mich auf neue Beobachtungen an frischem Material zu stützen. Dagegen steht mir aus der Zeit meiner damaligen Untersuchung noch eine wenn auch geringe Zahl wohlerhaltener Präparate zur Verfügung, um wenigstens einige meiner von Samassa bezüglich ihrer Richtigkeit angezweifelten oder bestrittenen Angaben in sicherer Weise controliren zu können.

So kann ich gestützt auf die neue Durchsicht meiner Präparate folgenden Angaben Samassa's die Richtigkeit der von mir seinerzeit gemachten Beobachtungen entgegenhalten: 1) Samassa vermag sich meiner Angabe nicht anzuschliessen, dass die Genitalzelle sich durch grobkörnigen Inhalt auszeichne, ein Verhalten, welches jedoch an meinen Präparaten vollkommen klar ersichtlich ist. 2) Vermag Samassa meine Angabe, dass die Genitalzelle sich bereits im 6. Furchungsstadium (meine Fig. 9) theile, nicht zu bestätigen. Dagegen habe ich als Erwiederung bloss zu bemerken, dass ich das Präparat, welches in der genannten Fig. 9 von mir abgebildet ist, noch besitze und an demselben die von mir gegebene Darstellung als vollständig richtig erkenne. 3) Erklärt Samassa meine Angabe, dass die Entodermzellen vom 7. Furchungsstadium an (meine Figur 10) sich durch ihre Kerne charakterisiren, für irrthümlich. Dagegen habe ich zu erwiedern, dass ich die Entodermkerne stets so fand, wie ich sie abbildete, und wie ich dieselben auch in den mir noch vorliegenden Präparaten finde. 4) Der Angabe Samassa's gegenüber, dass die Genitalzellen im Blastosphaera-Stadium nicht mehr kenntlich sind, sondern sich mit den übrigen Zellen egalisirt hätten, kann ich die vollkommene Kenntlichkeit dieser Zellen in diesem Stadium nach meinen Präparaten entgegenstellen. 5) Bezweifelt Samassa die Unterscheidung der die Scheitelplattenanlage bildenden Zellen im Blastosphaera-Stadium, wie ich dies angegeben, und hält sogar für wahrscheinlich, dass ich ältere Stadien mit diesen verwechselt hätte. Auch in diesem Punkte kann ich meine frühere Angabe am Präparat als vollständig richtig erkennen. 6) Meine von Samassa bestrittene Angabe, dass die Scheitelplatte unpaar und median entstehe, ist vollständig richtig, wie aus meinem Präparate ersichtlich. 7) Die Genitalanlage ist noch an meinen Präparaten in dem auf den Nauplius-zustand folgenden Stadium als median gelegene unpaare, in einem spätern Stadium als paarige Zellplatte am ganzen Embryo deutlich sichtbar. Samassa hat dieselbe an ganzen Embryonen nicht finden können. An einer anderen Stelle seiner Publication spricht Samassa auch die Ansicht aus, dass ich „offenbar einige Zellen mit vergrösserten Kernen aus der Keimzone" für die Genitalzellen angesehen habe. Dazu möchte ich bemerken, dass die Genitalzellen sich von den übrigen Zellelementen des Embryos sehr wohl unterscheiden und die Charak-

tere der Genitalzellen der Furchungs- und des Blastosphaerastadiums zeigen, so dass eine derartige Verwechselung nicht leicht möglich ist. 8) Vermag ich im Allgemeinen die Anordnung der Zellelemente des Entoderms und Mesoderms zur Zeit der Gastrulation an dem mir zur Verfügung stehenden Präparate wiederzuerkennen, welche ich in Fig. 14 abgebildet habe.

Soweit kann ich mich auf eine neue Durchsicht der mir noch vorliegenden Präparate hin stützen. Bezüglich anderer Stadien, deren richtige Darstellung meinerseits von Samassa angegriffen oder bestritten wird, kann ich mich nur auf meine frühere Arbeit berufen, zu welcher alle Abbildungen mit der Camera lucida eingezeichnet wurden, wie auch in der Tafelerklärung steht.

Unter Berufung auf den Text meiner Abhandlung aber vermag ich zwei weitere Angriffe Samassa's gegen mich zurückzuweisen. Erstens schreibt mir Samassa zu, dass ich für das fünfte Furchungsstadium 32 Furchungskugeln angebe, was aber keineswegs der Fall ist. Da im vorhergehenden vierten Furchungsstadium bloss 15 Zellen vorhanden sind, kann die „vollständige" Zahl nach einer Theilung dieser Zellen nicht 32, sondern 30 betragen. Es heisst auch ausdrücklich in meiner Arbeit pag. 10: „Die kleine Furchungskugel, welche den Richtungskörper enthält, theilt sich bald darauf äquatorial in zwei gleich grosse Kugeln. — Es folgen nun die andern 14 Furchungskugeln nach" etc. Somit besteht zwischen Samassa und mir bezüglich der Zahl der Furchungskugeln kein Gegensatz. Nach Theilung der von mir als Entodermzelle gedeuteten Furchungskugel (a-Zelle Samassa's) beträgt die Zahl der Furchungselemente im fünften Furchungsstadium 31, wie dies auch Samassa angibt. Aus meiner obigen Darstellung geht übrigens weiter hervor, dass ein 16zelliges Furchungsstadium, von dem Samassa spricht, als hätte ich es angegeben, von mir gar nicht beschrieben worden ist.

Der zweite Angriffspunkt betrifft das Auftreten der ersten Quereinschnürung am Embryo, einer Falte, welche ich nach Samassa in ihrem queren Verlauf am Rücken übersehen und an der ventralen Seite mit der Abgrenzung der zweiten Antenne verwechselt hätte. In meiner Publication steht aber auf pag. 15 Folgendes: „Bald tritt am Embryo die erste Einfurchung auf, wodurch derselbe in zwei Abschnitte zerfällt. Der vordere Ab-

schnitt wird zum Kopfsegment, der hintere stellt die Anlage des Rumpfes dar. An dem Kopfsegment wächst jederseits oberhalb der Einschnürung ein ohrförmiger Fortsatz hervor, welcher die Anlage der zweiten Antenne darstellt." Ich habe also die Einschnürung wohl gesehen, ihr Vorhandensein an der Dorsalseite auch in Fig. 20 abgebildet, sie allerdings niemals so tief gefunden, wie dies Samassa zeichnet; auch geht aus dem citirten Passus meiner Arbeit hervor, dass ich die Einschnürung und die Antennenanlage wohl auseinandergehalten habe.

Von den übrigen Punkten möchte ich aber einen hervorheben. Samassa spricht die Ansicht aus, die Genitalzelle (von ihm Grobben'sche Zelle genannt), würde „der animalen Hemisphäre angehören, also dorsal liegen", während ich dieselbe als ventral, am vegetativen Pole gelegen, angebe. Auf pag. 360 gibt nun Samassa einer Stelle meiner Publication, wo ich die Orientirung der letzten Furchungsstadien bis zum Gastrulastadium bezüglich des Vorn und Hinten als nicht vollständig sicher erkläre, „da es unmöglich ist, in den betreffenden Stadien Rücken und Bauch sicher zu unterscheiden", folgende Deutung: „Mit Rücksicht auf diesen letzten Passus bedeutet das aber, dass Grobben die Möglichkeit offen lässt, dass das Entoderm, der Urmund und die Genitalanlage dorsal entstehen, hingegen das Gehirn ventral in der Schwanzgegend!" Diese etwas sonderbare Deutung kann nur aus einer Unterschätzung der Schwierigkeit bezüglich der Orientirung hervorgegangen sein. Uebrigens geschieht es Samassa im Laufe seiner Arbeit, dass er selbst thatsächlich die Entoderm- und Mesodermbildung an der Dorsalseite des Embryos vor sich gehen lässt. Indem Samassa die Genitalzelle (von ihm freilich als solche nicht anerkannt) als dorsal und am animalen Pole gelegen sein lässt, nach meinen Beobachtungen aber zweifellos an der Stelle, wo die Genitalzelle liegt, die Entoderm- und Mesodermbildung erfolgt, geräth Samassa in den Fehler, den er in meine citirte Stelle hineindeutet.

Schliesslich möchte ich nicht übergehen, dass Samassa an einigen Stellen seiner Abhandlung meine Beobachtungen einerseits als irrig erscheinen lässt, andererseits deren Richtigkeit in Würdigung der auch von mir hervorgehobenen Variationen in der Entwicklung von Moina als möglich wieder zugibt.

Zur Entstehung der körperlichen Elemente des Blutes.

Von

Dr. med. **S. Engel**, Berlin.

Hierzu Tafel XIV und XV.

Die Anwesenheit dreier Gruppen von körperlichen Elementen im Blute, und zwar der rothen, der farblosen Blutkörperchen und der Blutplättchen, drängte den Forschern die Beantwortung der Fragen auf:

a) Woher stammen diese Blutbestandtheile?

b) Besteht eine Beziehung zwischen ihnen, und welche?

Bevor Bizzozero[1]) die Blutplättchen entdeckt hatte, gestalteten sich diese Fragen einfacher; man hatte nur nach der Herkunft der weissen und rothen Blutkörperchen zu suchen und eine eventuell zwischen beiden bestehende Beziehung zu erforschen.

In Betreff der Herkunft der weissen wurden zuerst sichere Aufschlüsse gegeben. Man fand in der Milz, den Lymphdrüsen und dem Knochenmark Zellen, die den farblosen Blutkörperchen des Blutes so sehr glichen, dass man keinen Anstand nahm, aus der Thatsache, dass die Venen aus den drei blutbildenden Organen im Verhältniss mehr weisse Blutkörperchen enthalten als die Arterien[2]), — diese Organe als die Bildungsstätten der weissen Blutkörperchen anzusehen.

Als Ursprungszellen sind nach Kyber[3]) — wenigstens für die Milz — die Epithelialzellen der Venen zu betrachten und zwar die kleinen Spindelzellen der Venenwand, wie es schon von Billroth ausgesprochen worden ist.

1) Bizzozero, G., Ueber einen neuen Formbestandtheil des Säugethierblutes und die Bedeutung desselben zur Thrombosis und Gerinnung überhaupt. Centralblatt für die med. Wissensch. No. 2. 1882.

2) Hirt, C. H., De copia relativa corpusculorum sanguinis albo-rum. Diss. inaug. Lipsiae 1855.

3) Kyber, E., Ueber die Milz des Menschen und einiger Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anat. VI. 4. 1870.

Für die rothen Blutkörperchen die Entstehungsstätte zu ermitteln, machte viel grössere Schwierigkeiten. Man kam bald zu der Einsicht, dass rothe Blutkörperchen in der Gestalt, wie sie sich im Blute des Erwachsenen präsentiren, nicht gebildet werden, dass vielmehr Jugendformen bestehen, als deren Umwandlungsprodukte die rothen Blutkörperchen aufzufassen sind. Die nächste zu beantwortende Frage war also: Welches sind die Jugendformen der normalen rothen Blutkörperchen? Die Annahme lag nahe, dass die an ihrer Bildungsstätte beobachteten farblosen Blutkörperchen zu gleicher Zeit die Mutterzellen der rothen Blutkörperchen sein könnten, eine Annahme, welche durch Entdeckung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen in Milz, Knochenmark, Lymphdrüsen und Leber an Wahrscheinlichkeit gewann.

Man stellte sich den Uebergang des farblosen Blutkörperchens in das rothe mannigfaltig vor:

Während E. H. Weber[1]) (1850) vermuthet, dass der Kern der Leberzelle des Frosches zu einem rothen Blutkörperchen werden kann, beobachtet Moleschot[2]) (1853) am Frosch, dass der Kern der farblosen Blutkörperchen in Körnchen zerfällt, die erst fettglänzend, dann gelblich, dann hämatinroth werden, und dass aus diesen rothe Blutkörperchen entstehen. Drummond[3]) wiederum leitet (1854) die rothen Blutkörperchen von den weissen in der Art ab, dass bei Vögeln, Amphibien und Fischen das farblose Blutkörperchen in das farbige übergeht, indem der Kern derselbe bleibt, während bei Säugethieren der Kern des farblosen direkt zum farbigen Blutkörperchen wird. Im Allgemeinen nahm man nach Kölliker[4]), Funke[5]) und anderen an, dass die weissen Blutkörperchen durch Hämoglobinaufnahme zu kernhaltigen rothen werden und sich durch Verlust des Kerns — entweder

1) Weber, E. H., Ueber die periodische Farbenveränderung, welche die Leber der Hühner und Frösche erleidet. Bericht über die Verhandl. der Kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch. in Leipzig. 1850.

2) Moleschot, J., Ueber die Entwickelung der Blutkörperchen. M.'s. Archiv 1853.

3) Drummond, J., Ueber die Bildung des Blutes und der Blutgefässe. Monthly-Journ. Sept. 1854.

4) Kölliker, A., Handbuch der Gewebelehre. 1854.

5) Funke, Lehrbuch der Physiologie.

durch Ausstossung oder durch Resorption — zu den normalen rothen Blutkörperchen umwandeln. Als Ort der Entstehung der rothen Blutkörperchen gelten dieselben Organe, in welchen sowohl neugebildete Leukocyten als auch kernhaltige rothe Blutkörperchen gefunden werden, also die sogenannten blutbildenden Organe.

Diese Ableitung der rothen von den farblosen Blutkörperchen konnte nur so lange unangefochten bleiben, als es nicht gelungen war, an den rothen Blutkörperchen selbst Theilungsvorgänge zu beobachten. Schon Remak[1]) hatte (1858) bei Hühnerembryonen von 3—6 Tagen Theilungen der Blutzellen beobachtet und nach der Entdeckung des karyokinetischen Theilungsmodus wurden diese Kerntheilungsfiguren auch an den kernhaltigen rothen Blutkörperchen von Flemming[2]), Pfitzner[3]), Bizzozero[4]) und vielen anderen Autoren nachgewiesen. Seitdem wurde theils noch zweifelnd (Aly[5]), Foà[6]), theils mit Entschiedenheit (Robin[7]), Bizzozero[4]), Ehrlich[8]), Löwit[9]) etc.) die Entstehung der rothen Blutkörperchen aus den weissen bestritten.

War also der Ursprung der Erythrocyten aus den Leukocyten zweifelhaft geworden, so handelte es sich jetzt darum, andere Mutterzellen für die rothen Blutkörperchen aufzufinden. Zwar hatte Hübener[10]) (1854) zu beweisen gesucht, dass durch

---

1) Remak, Ueber Theilung der Blutzellen beim Embryo. Moleschot's Archiv 1858.

2) Flemming, Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 16.

3) Pfitzner, Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 20.

4) Bizzozero, Neuere Untersuchungen über den Bau des Knochenmarks bei Vögeln. Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 35 und an anderen Orten.

5) Aly, W., Ueber die Vermehrung der rothen Blutkörperchen bei Amphibien. Diss, Halle a./S. 1884.

6) Foà, P., Archiv ital. de Biologie I. 3. 1882.

7) Robin, Ch., Leçon sur les globules rouges du sang; recueillie par M. P. Variot. Gaz. med. de Paris No. 4.

8) Ehrlich, P., Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. Berlin 1891 und vielen anderen Orten.

9) Löwit, M., Die Umwandlung der Erythroblasten in rothe Blutkörperchen; ein Beitrag zur Lehre der Blutbildung und der Anaemie. Sitzungsber. d. k. k. Academie d. Wissensch. in Wien 1887 und anderen Orten.

10) Hübener, Nonnulla de lienis functione. Diss. inaug. Kiliae 1854.

Zusammentritt von Protein und Fett in der Milz sich unter Einwirkung des Sauerstoffs Blutkörperchen bilden können, die grosse Mehrzahl der Forscher hielt jedoch an der Ansicht fest, dass es Zellen geben müsse, aus denen die rothen Blutkörperchen hervorgehen.

Nachdem schon 1879 Pouchet[1]) behauptet hatte, dass bei den Oviparen rothe und weisse Blutkörperchen Derivate eines und desselben Elements seien, trat 1883 Löwit[2]) mit der Behauptung auf, dass nicht nur nicht die weissen Blutkörperchen die Mutterzellen der rothen sind, sondern dass beide aus verschiedenen Bildungszellen, den Erythroblasten und den Leukoblasten entstehen, welche sich sowohl durch ihre Kernstruktur als auch durch die Art der Theilung von einander unterscheiden. Nach Löwit haben die Leukoblasten amöboide Bewegung, sind meist mehrkernig, theilen sich direkt (später gab er indirekte Kerntheilung zum Theil zu), ihre chromatische Kernsubstanz ist in Klumpen in der Kernhöhle angehäuft; die Erythroblasten sind, wie die Leukoblasten hämoglobinfrei, aber einkernig, haben keine amöboide Bewegung, ihr Chromatin ist netzförmig; sie theilen sich unter Karyokinese. Die Erythroblasten entstehen wie die Leukoblasten in den blutbildenden Organen. Ihre Umwandlung in kernhaltige geschieht theils im Knochenmark, theils im strömenden Blute durch Aufnahme von Hämoglobin aus dem Blutplasma und Atrophie des Kerns.

Diese Lehre Löwit's, welche von Denys[3]) gestützt worden, wurde von zwei Seiten bekämpft. Erstens hat eine grosse Zahl Forscher die Karyokinese auch für die weissen Blutkörperchen nachgewiesen, zweitens wandten sich Müller[4]) und Wertheim[5]) gegen Löwit's Behauptung, dass beide Blutkörperchengruppen einen verschiedenen Ausgang haben. Nach

1) Pouchet, G., Evolution et structure des noyaux des éléments du sang chez le Triton. Journ. de l'anat. et de physiol. T. XV.

2) Löwit, M., Ueber die Bildung der rothen und weissen Blutkörperchen. Sitzungsber. d. k. k. Acad. in Wien 1883.

3) Denys, La structure de la moelle des os et la genèse du sang chez les oiseaux. La cell., tome IV. 1887.

4) Müller, H. F., Zur Frage der Blutbildung. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wissensch. Wien 1889.

5) Wertheim, E., Zur Frage der Blutbildung. Zeitschrift für Heilkunde, Bd. 12. 1891.

ihnen lässt sich für Beide ein gemeinsamer Ausgangspunkt nachweisen. Als das Bindeglied Beider werden einkernige hämoglobinfreie Zellen mit ruhendem Kern bezeichnet, welche nach der Beschaffenheit der Zellsubstanz, und dem Bau ihres Kerns als „zur Reihe der leukocytären Zellen gehörend" sich ausweisen. Diese können sich in Vorstufen der rothen Blutkörperchen, der Erythroblasten, umwandeln. Nach Müller und Wertheim ist die Entwicklung der rothen und weissen Blutkörperchen folgende:

Mutterzelle (einkerniger Leukocyt), wird durch Karykinese zu

Danach würden die rothen Blutkörperchen, wie schon Kölliker etc. behauptet, ihren Ausgangspunkt aus den farblosen Blutkörperchen nehmen.

Löwit's Behauptung, dass zwischen Erythroblasten und Leukoblasten keine Verwandtschaft besteht, findet eine Unterstützung in den neuesten Arbeiten von Van der Stricht[1]). Doch finden wir in seiner preisgekrönten Arbeit aus dem vorigen Jahre einen Passus, welcher uns von besonderer Bedeutung zu sein scheint. Er kommt nämlich zu dem Schlusse, dass die ersten Blutzellen einen einheitlichen Charakter besitzen und den rothen Blutkörperchen entsprechen. Die weissen Blutkörperchen erscheinen erst später in der Blutcirkulation. (Toutes [les premières cellules sanguines] présentent des caractères identiques et correspondent à des globules rouges. Les globules blancs apparaissent plus tard dans la circulation . . .)

Wir müssen endlich an dieser Stelle noch zweier Arbeiten gedenken, die im direkten Gegensatze zu den oben angeführten

1) O. van der Stricht, Nouvelles recherches sur la genèse des globules rouges et des globules blancs du sang. Memoire couronné par l'Academie royale de médecine de Belgique. Archives de Biologie. Tome XII. 1892.

Idem, Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Mémoire couronné. Liège. 1891.

Blutbildungstheorien stehen, von denen die ersten sich an die eben angeführten Resultate van der Stricht's anlehnen könnte. Ich meine die Ausführungen Mosso's[1]), welcher (1887) bei Vögeln die Beobachtung gemacht hat, dass die Leukocyten aus den rothen Blutkörperchen hervorgehen. Auch von den Säugethieren behauptet er dasselbe.

Ferner veröffentlichte Edington[2]) (1890) eine Arbeit über Blutbildung, in welcher er nach Untersuchungen an Trockenpräparaten und Färbung mit Anilinfarben zu scheinbar sonderbaren Schlüssen gekommen ist. Nach seiner Darstellung beginnt das Blut mit kleinen, kernhaltigen Zellen, welche wachsen und sich direkt theilen. Von Wichtigkeit scheint die weitere Entwickelung zu sein: Die Kerne aus diesen Tochterzellen werden frei und schlagen verschiedene Entwickelungsrichtungen ein. Die einen umgeben sich mit einer Zellmembran, wachsen und heissen dann „Matricyten". Diese wachsen und lassen kleine „Albocyten" austreten, welche ihrerseits zu kernhaltigen Blutkörperchen werden. Zuletzt schwindet der Kern und die Blutkörperchen platten sich ab. Andere Albocyten werden zu Leukocyten.

Mit allen diesen Theorien über die Bildung der körperlichen Blutelemente lassen sich jedoch einzelne Beobachtungen nicht in Einklang bringen, die nicht nur im embryonalen Säugethierblute, sondern zum Theil auch bei der perniciösen Anaemie des Menschen mit Sicherheit gemacht worden sind. Schon R. Wagner[3]) und E. H. Weber sahen bei Säugethierembryonen sehr grosse kernhaltige rothe Blutkörperchen, deren Durchmesser nach den Messungen von Neumann[4]) die Grösse von 16 μ, ja nach Hayem[5]) 20 selbst 24 μ erreichen. (Normale rothe Blutkörper-

1) Mosso, A., Die Umwandlung der rothen Blutkörperchen in Leukocyten und die Necrobiose der rothen Blutkörperchen bei der Coagulation und Eiterung. Virch. Arch. Bd. 109.

2) Edington, A., Report on the Morphology and Development of the Blood. Brit. med. Journ. No. 1535. 1890 (nach Virchow-Hirsch citirt).

3) Citirt nach H. F. Müller, Ueber die atypische Blutbildung bei der progressiven perniciösen Anaemie. Deutsch. Archiv für klin. Medizin. März 1893.

4) Neumann, Archiv der Heilkunde. Bd. XV. 1874.

5) Hayem, G., Des globules rouges à nouyau dans le sang de l'adulte. Arch. de physiol. norm. et path. T. XV. 1883.

chen betragen im Durchmesser ca. 7 μ.) Während nun Neumann sowohl wie Erb[1]) und Rindfleisch[2]) diese grossen kernhaltigen rothen Blutkörperchen für identisch halten mit denen, welche zuerst Cohnheim und Neumann im Knochenmark des Erwachsenen sahen, unterscheiden Hayem[3]), Howell[4]) und Müller[5]) die grossen kernhaltigen rothen Blutkörperchen aus der ersten Embryonalzeit streng von den kernhaltigen rothen Blutkörperchen beim Erwachsenen, und Müller stellt diesen Letzteren sowohl Hayem's „Globules nucléés géants" als auch Howell's „ancestral corpuscles" (Ahnenblutkörperchen [weil sie dem Blute der Ahnen — Amphibien und Reptilien — ähnlich sind]) als endlich Ehrlich's[6]) „Megaloblasten" resp. „Gigantoblasten" gegenüber.

Ein Zusammenhang zwischen diesen grossen embryonalen Blutkörperchen und den gewöhnlichen kernhaltigen rothen hat sich bisher nicht feststellen lassen. Nur soviel gilt als feststehend, dass die Riesenzellen den jüngsten Embryonen, die normalen kernhaltigen rothen Blutkörperchen, die Normoblasten Ehrlich's, den älteren Embryonen und dem Blute der Erwachsenen angehören.

Ueber die Beziehung zwischen den kernhaltigen und kernlosen rothen Blutkörperchen spricht sich Rindfleisch dahin aus, dass der Kern mit einem feinen Protoplasmasaum umgeben, das rothe Blutkörperchen verlässt und dieses zum normalen rothen Blutkörperchen wird. Aus dem Kern lässt er die sogenannten „freien Kerne" werden, deren weiteres Schicksal unbekannt ist. Dabei sollen die kernhaltigen rothen im Blute aus solchen in den

1) Erb, W., Zur Entwicklungsgeschichte der rothen Blutkörperchen. Virch. Arch. Bd. XXXIV. 1865.

2) Rindfleisch, G., Ueber Knochenmark und Blutbildung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XVII. 1880.

3) Hayem, G., Du sang et de ses altérations anatomiques, Paris, Masson 1889 und Des globules etc.

4) Howell, W. H., The life history of the formed elements of the blood especially the red blood corpuscles. Journ. of Morphol. Vol. IV. 1890.

5) Müller, H. F., Ueber die atypische Blutbildung bei der progressiven perniciösen Anaemie. Deutsch. Arch. f. klin. Mediz. März 1893.

6) Ehrlich, P., Ueber schwere anämische Zustände. Verh. des XI. Congresses für innere Medicin zu Leipzig, 1892 u. a. O.

blutbildenden Organen hervorgehen, die sich in Karyokinese befinden. Rindfleisch's Ansicht schliesst sich Ehrlich insofern an, als auch er zugiebt, dass die Normoblasten ihren Kern ausstossen, von den Megaloblasten behauptet er jedoch, dass sie ihren Kern durch Resorption verlieren, so wie es eine grosse Anzahl Autoren auch von den Normoblasten annimmt.

In Bezug auf das fernere Schicksal der ausgetretenen Kerne ist bisher mit Sicherheit noch nichts ermittelt worden, man müsste etwa die beiden oben erwähnten Arbeiten von Mosso und Edington herbeiziehen, aus deren Darstellung zu schliessen ist, dass sie den austretenden Kern für ein weisses Blutkörperchen ansehen.

Wir haben bisher noch nichts über die Theorien der Blutplättchenbildung gesagt. Ihrer soll nur mit wenigen Worten gedacht werden. Die Meinungen über ihre Entstehung sind nicht minder mannigfaltig und widerspruchsvoll als die über den Ursprung der übrigen Blutelemente. Während Bizzozero ihre Herkunft unbestimmt lässt, aber nicht glaubt, dass sie Zerfallsprodukte der Leukocyten sind, behaupten Löwit und Gibson[1]), dass sie durch Zerfall der weissen Blutkörperchen entstanden sind, während Mosso sie als Zerfallsprodukte der rothen Blutkörperchen ansieht. Selbst ihre Entstehung im Blute der Gefässe wird von Löwit und anderen bestritten, während sie Schimmelbusch[2]) im Gefässblute gefunden hat. Ist zwar ihr Aussehen unbestritten, so behauptet doch Osler[3]), dass sie einen Kern haben, und Hayem[4]) erblickt in ihnen seine Hämatoblasten.

Diesen einleitenden Bemerkungen will ich meine Beobachtungen folgen lassen, welche, da sie bisher nur das Gefässblut

1) Gibson, L. T., On the invisible Blood corpuscle of Norris. Journ. of anat. and physiol. Vol. VIII. (Norris hatte im Blute hämoglobinfreie Blutkörperchen vom Aussehen der rothen gefunden, die wahrscheinlich durch die zur Conservirung benutzte Zuckerlösung ihren Farbstoff verloren hatten.) 1884.

2) Schimmelbusch, Blutplättchen und Blutgerinnung. Fortschritte d. Med. Bd. II. 1885.

3) Osler, The blood Plaque etc. Brit. med. Journ. 1885.

4) Hayem, Sur les plaquettes du sang de M. Bizzozero et sur le troisième corpuscule du sang, ou corpuscule invisible de Norris. Compte rend. Tom. 97. 1883.

betreffen, auf die blutbildenden Organe jedoch noch nicht hinreichend ausgedehnt worden sind, nur einen Theil der diesbezüglichen Fragen behandeln können.

Die Untersuchungsmethode war streng diejenige meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Ehrlich, in dessen Laboratorium ich während längerer Zeit seine bewährte Methode kennen zu lernen, reichlich Gelegenheit hatte. Bestrebt, den Entwicklungsgang der Blutkörperchen kennen zu lernen, bin ich in der Weise vorgegangen, dass ich trächtige weisse Mäuse zu verschiedenen Zeiten ihrer Schwangerschaft tödtete und von dem Blute der Embryonen theils frische, theils Trockenpräparate untersuchte. Es erwies sich als unbedingt nothwendig, das Blut im Augenblick der Decapitation der Embryonen denselben zu entnehmen, weil sich schon wenige Sekunden nach dem Tode derselben Veränderungen zeigten. Ausser den Mäuseembryonen verschiedenen Alters stand mir noch das Blut zweier an lienaler Leukaemie leidender Kinder sowie dasjenige eines an Purpura haemorrhagica mit sekundärer Anaemie leidenden Mädchens (8 Jahre alt) zur Verfügung. Durch einen glücklichen Zufall hatte ich ferner Gelegenheit, das Blut eines zu früh geborenen (im 6. bis 7. Monate) Kindes mit Icterus neonatorum am 16. Tage seines nur 17 Tage dauernden Lebens zu studiren. Durch die Freundlichkeit des Herrn Geh.-Rath Dr. Olshausen, Direktors der kgl. Universitäts-Frauenklinik sowie meiner Collegen der Dr.Dr. Morris, Kamnitzer und Baron stand mir endlich noch das Blut möglichst frischer und junger Menschenembryonen zur Verfügung. Ihnen allen sage ich für die mir gewährte Förderung meinen herzlichsten Dank.

Da der grösste Theil der Präparate vermittelst der von Ehrlich eingeführten Trockenmethode hergestellt worden ist, so sehe ich mich genöthigt, mit einigen Worten auf die Einwände einzugehen, welche gegen diese Methode zu wiederholten Malen erhoben worden sind. In erster Linie wird betont, dass die Blutkörperchen sich dabei verändern. Meiner Ueberzeugung nach sind derartige Einwendungen meist von Untersuchern gemacht worden, welche die Methode nicht streng nach Ehrlich's Angaben angewendet haben. Wenn es nach dieser Methode gelingt, die feinsten Granulationen ebenso zur Anschauung zu bringen wie die Feinheiten in der Anordnung der Kernpartikel bei der Karyo-

kinese, dann muss man zugeben, dass die Trockenmethode hinreichende Beweise für ihre Brauchbarkeit erbracht hat. Bei strenger Befolgung aller Kunstgriffe übertrifft sie jedes andere Fixirungsmittel. Jeder Handgriff bei dieser Methode hat einen bestimmten Zweck. Wenn Ehrlich verlangt, dass das eine Deckglas (von höchstens 0,09—0,1 mm Dicke) vermittelst einer Pincette gehalten werden, das andere, mit dem Blutströpfchen versehene, leicht gegen das erstere mit einer zweiten Pincette gedrückt werden soll, dann das oben liegende Deckgläschen schnell mit 2 Fingern der rechten Hand von dem unteren abgezogen werden muss, so will er in erster Linie verhüten, dass die rothen Blutkörperchen durch Verdunsten des Schweisses an den Händen ihr Hämoglobin verlieren oder, wie es häufig geschieht, schrumpfen. Es zeugt von grosser Geschicklichkeit, wenn Müller in seiner oben citirten Arbeit über Blutbildung, um eine dünne Blutschicht zu bekommen, den Rand des einen Deckgläschens über die Fläche des anderen Gläschens, welches den Blutstropfen trägt, hinweggleiten lässt und ein brauchbares Präparat bekommt, obwohl er die beiden Deckgläschen den Ausdünstungen von vier Fingern aussetzt. Nach meinen diesbezüglichen Erfahrungen zweifle ich nicht daran, dass ihm bei dieser Darstellung der Präparate ein grosser Theil derselben missglückt sein wird.

Noch einem zweiten Einwande, welcher der Ehrlich'schen Trockenmethode gemacht wird, möchte ich an dieser Stelle begegnen. Es wird behauptet, dass die Blutzellen durch den Druck der Deckgläschen beschädigt werden. Da, wenn dieser Vorwurf berechtigt wäre, die Richtigkeit meiner gemachten Beobachtungen, welche ich in dieser Arbeit mittheilen will, sehr in Frage gestellt werden würde, habe ich folgenden Versuch angestellt: Es wurde die Dicke der Capillarschicht zwischen zwei Deckgläschen unter dem Mikroskope in folgender Weise gemessen: Zwei durch einen ganz kleinen Wassertropfen verbundene Deckgläschen von je 0,1 mm, wurden vermittelst einer Cornet'schen Pincette unter das Objectiv gebracht und mit Hilfe des (im Zeiss'schen Compensationsocular No. 6 befindlichen) Ocularmikrometers und des Apochromaten (von 1,40 mm Apertur und 3 mm Brennweite) die Dicke der Capillarschicht bestimmt. Wurden die Deckgläschen, die bekanntlich Calotten mit relativ sehr grossem Kugelradius darstellen, mittelst einer kräftig drückenden Pincette direkt

unter dem Objectiv zusammengedrückt, so betrug die Capillarschicht noch 4 μ; wurde die starke Pincette am unteren Ende angesetzt, so war der Raum zwischen den Deckgläschen 36 μ; und endlich, als eine weniger kräftige Pincette die Deckgläschen im oberen Drittel mässig stark zusammenpresste, betrug die Schicht 12 μ. Bei mässigem Druck auf das obere Deckgläschen, wie es Ehrlich vorschreibt, bleibt immer noch eine Flüssigkeitsschicht von ca. 15 bis 20 μ für die Blutkörperchen als genügender Spielraum übrig, in welchem sie, als schwimmende Körperchen in einem incompressiblen Menstruum suspendirt, jedem Drucke des Deckglases ausweichen können.

Die bei unvorsichtigem Erhitzen oft eintretenden Risse, auf die bei jedem Präparate mit ganz besonderer Sorgfalt zu achten ist, werden dadurch verhütet, dass man die Deckgläschen nur allmählich der Erhitzung auf ca. 100° C. aussetzt.

Als Farbstoff diente Ehrlich's „neutrales Gemisch", bestehend aus einer concentrirten wässrig-alkoholischen Lösung von Orange G, Säurefuchsin und Methylgrün. Dieser Farbstoff, welchen mir Herr Prof. Ehrlich in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt hat, war deshalb für meine Untersuchungen von der allergrössten Wichtigkeit, weil er das Zellprotoplasma zu studiren gestattet. Wo es mehr auf die Struktur des Kerns als auf die Natur des Protoplasmas ankam, wurde ausserdem noch mit Eosin-Methylenblau resp. Eosin-Hämatoxylin oder einem Kernfarbstoff allein gefärbt. Es empfiehlt sich für diese Färbung, welche bei zu starker Erhitzung auf Ehrlich's Kupferplatte fast stets misslingt, die Nikiforoff'sche Fixirung (Alkohol abs. und Aether an.). In dieser Flüssigkeit werden die Präparate je nach der Dicke $^1/_4$ bis 2 Stunden fixirt, dann in 1 % wässriger Lösung von Eosin 1—5 Minuten gefärbt, mit Aq. abgespült, mit concentr. oder Löffler'schem Methylenblau leicht erhitzt (bis die erste Andeutung von Dämpfen sichtbar wird), schnell abgespült, getrocknet und in Balsam eingelegt. Bei zu starker Erhitzung mit Methylenblau verlieren die rothen Blutkörperchen ihre Farbe — während die eosinophilen ihn viel länger behalten — und man kann dann, ohne Schaden für das Präparat, die Färbung mit Eosin und Methylenblau beliebig oft wiederholen. Bei Eosin-Hämatoxylin braucht nicht erhitzt zu werden.

Untersuchung frischer Präparate brachte für meine Zwecke

ebensowenig Förderung wie Fixirung mit Osmiumsäure oder Behandlung mit Essigsäure. Nur in einem Falle erwies sich die Behandlung des frischen Präparates mit Essigsäure für die Diagnose von Werth. Es wird an der betreffenden Stelle davon weiteres mitgetheilt werden.

Es soll zuerst das Blut eines Mäuse-Embryonen von 5 mm Länge (etwa 8 Tage alt) geschildert werden.

Die Färbung mit Eosin-Methylenblau ergab:

Grosse kugelförmige Zellen von gelblich-blauer Farbe mit einem leichten Ton ins Röthliche. Der Kern ist intensiv blau. Der Durchmesser der Zellen schwankt zwischen 9 und 20 μ, während der Durchmesser des Kerns 5 bis 13 μ beträgt. Vergleicht man mit diesen Zahlen den Durchmesser eines rothen Blutkörperchens der erwachsenen Maus (6 μ), so tritt der Grössenunterschied zwischen diesen embryonalen Blutkörperchen und denen der Erwachsenen besonders stark hervor. Dazu kommt, dass das Blutkörperchen der erwachsenen Maus scheibenförmig ist, während das des Mäuseembryonen eine Kugel darstellt. So erklärt sich auch Hayem's Bemerkung, dass die grossen kernhaltigen rothen Blutkörperchen keine Neigung haben, sich geldrollenartig aneinander zu legen. Es leuchtet ein, dass die von mir gesehenen Blutkugeln dieselben sind, welche Hayem, Howell, Müller u. A. im embryonalen Blute beschrieben haben. Der Grössenunterschied zwischen den einzelnen Blutkugeln, ich meine a) den Zellen von etwa 12 bis 20 μ Durchmesser mit einem Kern von 6 bis 13 μ und andererseits b) Zellen von ca. 9 μ Durchmesser und ca. 6 μ Kerndurchmesser, lässt den Gedanken aufkommen, dass wir es hier mit Zellen verschiedenen Alters zu thun haben. Diese Annahme wird dadurch begründet, dass die Kerne der grossen Zellen fast ohne Ausnahme in Karyokinese begriffen sind, was bei den kleineren Exemplaren fast nie der Fall ist. Es giebt wohl keine leichtere Darstellungsweise der schönsten und mannigfaltigsten karyokinetischen Figuren in einem Gesichtsfelde, als die Färbung eines Bluttrockenpräparates von einem ganz jungen, eben der getödteten Mutter entnommenen Mäuseembryonen mit irgend einem Kernfarbstoff. Fig. 1 und 2 entsprechen einem derartigen Präparate. Ist das embryonale Blut etwa in 5—10 Sekunden nach Tödtung der Mutter bereits angetrocknet — was bei Uebung wohl möglich ist — dann hat

man Präparate, welche in einem Gesichtsfelde viele Theilungsphasen zeigen.

Es würde mich zu weit führen, wollte ich die einzelnen Theilungsfiguren an dieser Stelle einer genaueren Beschreibung unterziehen, nur einzelne, stärker ins Auge fallende Eigenthümlichkeiten mögen hier erwähnt werden.

1. Während der ruhende Kern bis zur Knäuelbildung vom Zellprotoplasma durch eine scharfe, weisse, kreisförmige Linie abgesondert ist, — welche möglicherweise beim Erhitzen des Präparats durch Retraction des Kerns entstanden ist, — bildet sich von der Bildung des Muttersterns bis zur Bildung beider Tochterknäuel keine derartige Trennung von Protoplasma und Kern. Derartige weisse Trennungskreise sehe ich z. B. auch auf Tafel IV der Müller'schen oben erwähnten Arbeit. Es geht daraus hervor, dass nach der Knäuelbildung, auch bei diesen grossen Blutkugeln, eine Trennung von Protoplasma und Kern nicht mehr zu machen ist.

2. Es fiel an einzelnen Kernen auf, dass die Streifen sich scheinbar zu drei ja selbst vier Tochtersternen zusammenfügen und dementsprechend fanden sich Zellen mit 3 und 4 Kernen. Es wurden sogar Zellen gesehen, in welchen ein grosser in Theilung begriffener (als Mutterstern imponirender) Kern neben 2 ruhenden kleineren Kernen beobachtet werden konnte. Stärke und Ton der Kernfärbung war bei beiden Formen gleich (Fig. 1a').

Nur die grossen (etwa über 12 μ im Durchmesser betragenden) Blutkugeln zeigen die Karyokinese, während bei Zellen unter 10 μ Kerntheilungsfiguren nicht beobachtet werden konnten.

Ausser diesen Zellkugeln besitzt das embryonale Mäuseblut in diesem Alter keine körperlichen Blutelemente und man darf den Schluss ziehen, dass

> diese grossen, kugelförmigen Zellen mit einem relativ kleinen Kern und bedeutendem Reichthum an Hämoglobin im Zellprotoplasma als die ersten Blutkörperchen der weissen Maus anzusehen sind.

Da sich aus dem weiteren Verlauf der Untersuchung die Möglichkeit ergeben hat, aus diesen Blutzellen alle körperlichen Elemente des Blutes beim Erwachsenen abzuleiten, so dürfte es sich empfehlen, diese Zellen nach ihrem Werthe als Mutterzellen, „Metrocyten" zu bezeichnen. Wodurch sich diese Metrocyten von den übrigen „kernhaltigen Blutkörperchen", nament-

lich von Ehrlich's Megaloblasten und Gigantoblasten unterscheiden, wird an geeigneter Stelle erörtert werden.

Ein weiterer Schluss, den wir aus den Präparaten ziehen können, ist:

Die Metrocyten theilen sich unter Karyokinese.

Ich will gleich hier aus den Präparaten, die ich weiter unten schildern werde, eine Thatsache vorwegnehmen, welche zur Begründung meiner oben aufgestellten Behauptung, dass sich nur die Metrocyten erster Generation karyokinetisch theilen, dienen soll. In den späteren Tagen des embryonalen Lebens erreichen die Metrocyten nicht mehr die Grösse, die sie bei den jüngsten Embryonen besessen haben. Das erklärt sich daraus, dass um den zwölften bis fünfzehnten Tag des embryonalen Lebens bei der weissen Maus nur noch Metrocyten zweiter Generation vorhanden sind. In den Blutpräparaten, welche nur die kleinere Form der Metrocyten besitzen, ist aber niemals eine karyokinetische Figur zu sehen, so dass wir die Behauptung aufstellen müssen:

Die Metrocyten-Tochterzellen vermehren sich nicht unter Karyokinese.

Die Färbung des Blutes mit Ehrlich's neutralem Gemisch bringt für die Beurtheilung der jüngsten embryonalen Blutzellen keine nennenswerthe Bereicherung, hauptsächlich darum, weil bei der besonders hervorstechenden Bedeutung des Kerns, zur Veranschaulichung desselben Kernfärbemittel erforderlich sind. Doch ist die Ausbeute nicht so gering, dass wir nicht mit einigen Worten näher auf die diesbezüglichen Präparate eingehen müssten.

Jeder, der an Bilder von Blutpräparaten gewöhnt ist, welche nach der Ehrlich'schen Methode gefärbt worden sind, wird mit dem Anblick der nach Ehrlich gefärbten Metrocyten sehr wenig zufrieden sein. Und doch bekam ich trotz der sorgfältigsten Präparation keine besseren Bilder, obwohl Controlpräparate mit anderen Blutkörperchen tadellos ausfielen. Der Grund liegt darin, dass der hämoglobinreiche Zellenleib das Orange der Farbe in solcher Stärke annimmt, dass die Blutzellen bei normaler Einwirkung des Farbstoffs (etwa 2 Minuten) wie überfärbt aussehen (Fig. 2).

Das Zellprotoplasma ist ausserordentlich hämoglobinreich.

Was den Kern betrifft, so sind auch bei dieser Färbung

unter den Metrocyten erster Generation viele Kerntheilungsfiguren sichtbar. Bei der Zartheit der Kernfärbung trat hierbei der Gegensatz zwischen chromatischer und achromatischer Substanz besonders schön hervor. Der chromatische Theil des Zellkerns färbt sich grünschwarz bis blauschwarz, die dazwischen liegende achromatische Substanz rosaroth. Es braucht wohl nicht erst besonders hervorgehoben zu werden, dass bei der Kleinheit der zu beobachtenden Gebilde die besten optischen Instrumente erforderlich sind und ich die Möglichkeit, in diese Feinheiten einzudringen, nur dem Zeiss'schen Apochromaten zu verdanken habe.

Gehen wir zur Schilderung des Blutpräparates eines ca. 12 bis 15 Tage alten Mäuse-Embryonen über, dann tritt uns folgendes Bild entgegen:

In dem mit dem neutralen Gemisch gefärbten Trockenpräparate befinden sich relativ wenig einkernige Metrocyten, von etwa 12 μ Durchmesser. Von Kerntheilung ist bei diesen Zellen nichts zu beobachten. Alle zur Beobachtung kommenden Riesenzellen gehören den Metrocyten zweiter Generation an. Ihr Protoplasmaleib ist kugelförmig, orange gefärbt, der grünblaue, von einem schwarzen Kreise umgebene Kern liegt theils in der Mitte, theils ist er an den Rand des Blutkügelchens gerückt. Einige von diesen Metrocyten mit randständigem Kern sind in der Weise langgestreckt, dass der Kern ganz an einer Seite der Zelle zu liegen kommt, während der helle, orangefarbene Protoplasmaleib nach Art eines Kometenschweifs nachgezogen erscheint (Fig. 3 und 4). Dass derartige Präparate kein Kunstprodukt sind, erhellt am ehesten daraus, dass dicht neben solchen langgestreckten Metrocyten an vielen Stellen des Präparats solche mit centralem Kern vorhanden sind und keinerlei Anzeichen dafür vorliegen, dass gerade das langgezogene Exemplar verletzt worden sein sollte. Derartige langgezogene Metrocyten finden sich in allen Präparaten von Mäuse-Embryonen desselben Alters und — ich will gleich hinzusetzen — auch in den Blutpräparaten von Menschen-Embryonen aus dem 2. Monat (von ca. 5 cm Länge).

Während in einzelnen Exemplaren der Kern an die eine Spitze des ausgezogenen Metrocyten gerückt ist, ohne sich von der Substanz des Protoplasmaleibes abzusondern (Fig. 3 und 4), kann man in der überwiegenden Mehrzahl derselben erkennen,

dass sich um den Kern herum eine Art Saum von dem übrigen Zellenleibe abhebt, welcher intensiv braunroth gefärbt, den Kern nach Art einer faltigen Halskrause umgibt (Fig. 3 und 4). Die Abtrennung des den Kern begrenzenden Protoplasmatheils kann bei den langgezogenen Zellen auch in der Weise Platz greifen, dass sich ein an den Kern angrenzendes längliches Stück der Metrocytenoberfläche von dem übrigen Protoplasma abhebt (Fig. 3a).

Hat sich der Metrocyt in der Art in zwei Theile getheilt, dass der Kern plus dem dunkelrothen, protoplasmatischen Saum von dem übrigen Zellenleib durch einen Defekt im Zellprotoplasma getrennt ist, so hat auch schon der Kern den Rand des zurückbleibenden hämoglobinhaltigen Fragments überschritten (Fig. 4a). In einem weiteren Stadium hat sich die Trennung völlig vollzogen, sodass aus dem Metrocyten zweiter Generation (Tochterzelle) zwei körperliche Elemente des embryonalen Blutes hervorgegangen sind: a) Kern plus hämoglobinhaltigem Protoplasmasaum = kernhaltiges rothes Blutkörperchen; b) hell orangefarbener Rest des kernhaltigen Metrocyten = grosses kernloses rothes Blutkörperchen, Ehrlich's Megalocyt, rothes Blutkörperchen erster Generation.

Dass thatsächlich der Kern plus der hämoglobinreichen Protoplasmakrause herausgetreten, ist fast in jedem Gesichtsfelde an der grossen Anzahl sehr kleiner intensiv gefärbter Kerne mit schmalem, aber stark tingirtem Hämoglobinsaum, den jüngsten kernhaltigen rothen Blutkörperchen zu erkennen. Die ganz jungen ausgetretenen Kerne haben einen noch unentwickelten Bau, doch lässt sich eine Vervollkommnung gegen den Kern der Metrocyten zweiter Generation schon erkennen. Während nämlich der noch nicht ausgetretene Kern nur aus einem hellglänzenden bläschenförmigen Gebilde mit schwarzer Umrandung besteht — er erinnert in seinem Lichteffekt an eine ungefärbte Milzbrandspore im gefärbten Bacillus, — erkennt man kurz vor und gleich nach dem Austritt des Kerns einige wenige dicke blaugrüne sich kreuzende Linien als chromatische Substanz, zwischen denen die achromatische röthlich hindurchscheint. Dieser Kern des jungen kernhaltigen rothen Blutkörperchens ist also dem Kerne der jungen Metrocyten-Tochterzelle sehr ähnlich, sodass es scheint, als ob sich der Kern des Metrocyten vor der Bildung der Krause condensirt hat. (Diese Verschiedenheit in der Kernstruktur wurde

auf den Abbildungen ignorirt, weil ihre Reproduktion sehr schwierig ist.)

Noch einige Worte über die zurückgebliebenen kernlosen rothen Blutkörperchen. Ihre Grösse, zerrissene Oberfläche — an der man oft noch den Defekt erkennt, in den das daneben liegende kernhaltige rothe Blutkörperchen hineinpasst, — ihre helle Orangefarbe sowie ihre unregelmässige Form unterscheidet sie von den neben ihnen liegenden kernlosen rothen Blutkörperchen, welche auch im späteren Alter persistiren. Dabei ist zu bemerken, dass sich auch schon bei einzelnen Megalocyten Dellenbildung erkennen lässt.

Neben diesen kernlosen rothen Blutkörperchen finden sich in unserem Präparate, wie oben angegeben ist, zahlreiche kernhaltige rothe Blutkörperchen, welche sich von den Metrocyten auffallend unterscheiden:

a) durch ihre Grösse; sie sind als Theile je eines Metrocyten bedeutend kleiner als dieser;

b) durch ihre Farbe; sie haben neben einem grünblauen Kern ein rothbraunes bis bordeauxrothes Protoplasma (Fig. 3, 4 u. 6);

c) durch ihre Form. Der Kern des kernhaltigen rothen Blutkörperchens hat eine netzförmige Struktur — der des Metrocyten ist strukturlos, bläschenförmig —; der Protoplasmasaum ist meistens faltig und umfasst den kugligen Kern — wenigstens in der ersten Zeit nach Austritt aus dem Metrocyten — kreisförmig. Während also der Metrocyt, wie weiter oben näher ausgeführt worden ist, eine kugelförmige Zelle darstellt, deren Kern entweder an der Oberfläche derselben sichtbar ist, oder durch die oberflächliche Protoplasmaschicht aus dem Innern der Zelle hindurchscheint, ist das kernhaltige rothe Blutkörperchen ein flächenhaftes Gebilde. Metrocyt verhält sich demnach zu dem kernhaltigen rothen Blutkörperchen — gleich nach Entstehung des Letzteren — wie die Kugel zu ihrer Calotte. Erst später erleidet die Form des kernhaltigen Rothen eine Aenderung.

Das formenreiche Bild, welches die verschiedenen Altersstufen der rothen Blutkörperchen bisher geboten haben, indem wir neben einander a) unveränderte Metrocytentochterzellen, b) in die Länge gezogene Metrocyten, c) Metrocyten mit frei werdendem Kern, d) freie kernhaltige rothe Blutkörperchen, e) Megalocyten — zu schildern hatten, gewinnt noch dadurch an Mannig-

faltigkeit, dass man noch weitere Veränderungen, die das kernhaltige rothe Blutkörperchen erleidet, in demselben Präparate nachweisen kann. Dass so viele verschiedene Entwicklungsstadien des Blutes zu gleicher Zeit in einem Präparate anzutreffen sind, ist mit der Beobachtung in Parallele zu stellen, dass Zellen, welche in Karyokinese begriffen sind, im Augenblicke der Beobachtung nicht dieselbe Theilungsfigur zeigen. In derselben Weise ist auch das eine Blutkörperchen in seiner Entwicklung weiter vorgeschritten als das andere.

Nicht alle kernhaltigen rothen Blutkörperchen haben die oben angegebene Form. Man sieht — freilich nur bei einer geringen Zahl derselben, — dass sich der Protoplasmaleib nach einer Seite des Kerns hingezogen hat, sodass der Kern mehr an den Rand zu liegen kommt. In einzelnen Fällen scheint der Protoplasmaleib um den Kern wurstförmig herumzuliegen, oder, wie es Rindfleisch bezeichnet, ihm „glockenförmig" anzuliegen. — Der Kern ist ausgetreten. Doch nicht als „freier Kern" tritt dieser heraus, er hat noch einen schwach röthlichen sehr schmalen Protoplasmarand. Bei einer möglichst sorgfältigen Betrachtung dieses Protoplasmarandes kann ich mich der Versuchung nicht erwehren, zu behaupten, dass der röthliche Rand in direkter Verbindung steht mit der achromatischen Kernsubstanz, welche durch das dunkelblaugrüne Kerngerüst hindurchschimmert.

Nach Austritt des ca. 3 μ im Durchmesser betragenden Kerns bleibt wiederum ein kernloses rothes Blutkörperchen — rothes Blutkörperchen zweiter Generation (Normocyt) — zurück, welches von dem Reste des Metrocyten, id est dem rothen kernlosen Blutkörperchen erster Generation, noch leicht zu unterscheiden ist und zwar a) durch seine Kleinheit (der Normocyt hat die Grösse des normalen rothen Blutkörperchens); b) durch seine bordeauxrothe Farbe im Gegensatz zu der Orangefarbe des rothen Blutkörperchens erster Generation; c) dadurch, dass bei Zusatz von 5 % Essigsäure zum frischen Präparate der Megalocyt sein Hämoglobin viel länger behält als das normale rothe Blutkörperchen. Im Uebrigen haben die rothen Blutkörperchen zweiter Generation dieselbe zerrissene Oberfläche wie die eben entstandenen Megalocyten und es fehlt ihnen auch noch die Delle. Doch darf nicht unerwähnt bleiben, dass sowohl die Farbenunterschiede als auch die Grössendifferenzen bald so gering

werden, dass es schwer fällt, endlich unmöglich wird, die Herkunft der einzelnen Blutkörperchen zu diagnosticiren.

Was wird nun aus dem Kerne nach seinem Austritt aus dem kernhaltigen rothen Blutkörperchen?

Während wir oben angegeben haben, dass der Durchmesser desselben bei seinem Austritt gewöhnlich nicht mehr als etwa 3 μ beträgt, haben einzelne kernhaltige rothe Blutkörperchen einen Kern von 5 bis 6 μ, doch ist zu beobachten, dass mit der Zunahme des Durchmessers, die Intensität der Kernfarbe nachlässt. Dieselbe auffällige Thatsache lässt sich auch nach Austritt des Kerns nachweisen, nur dass dann der Kern bis zu einem Durchmesser von 10—12 μ heranwachsen kann. Die Netzfigur der chromatischen Substanz hat dann eine hellblaue Farbe angenommen und ist oft sehr undeutlich geworden (Fig. 4 und 5), während die achromatische Substanz nebst der oben näher besprochenen Umrandung des Kerns den schwach hellröthlichen Ton behalten hat. Die in dieser Weise herangewachsenen Kerne lassen sich von farblosen Blutkörperchen nicht mehr unterscheiden. In dieser Annahme, dass wir es wirklich mit den jüngsten farblosen Blutkörperchen zu thun haben, werden wir noch dadurch bestärkt, dass 1. einzelne Kerne, den Leukocyten schon zum Verwechseln ähnlich, noch von dem stark aufgehellten rothen Blutkörperchen umgeben sind (Fig. 4, 5 und 6), 2. einige wenige dieser Körperchen eine sehr feine neutrophile Körnung zeigen, wie sie Ehrlich als Characteristicum für die polynucleären Zellen angegeben hat.

Es wäre verfehlt, wollte ich behaupten, dass — soweit uns unser Präparat darüber Aufschluss giebt — jeder Kern des Metrocyten durch den Normoblasten (Ehrlich) — kernhaltiges rothes Blutkörperchen — hindurch zum Austritt kommt. Die besonders stark in die Länge gezogenen Metrocyten (Fig. 3 u. 4), deren Kern die Spitze des so gebildeten langgezogenen Ovals bildet, sprechen dafür, dass der Kern nebst einem sehr feinen achromatischen Kernsaum auch direkt aus dem Metrocyten heraustreten kann. Ja, der heraustretende Kern kann auch hier schon zur Grösse eines Leukocyten herangewachsen sein.

Wir werden im Folgenden sehen, dass die Entwicklung der weissen Blutkörperchen nicht immer die eben angegebene ist und schon das nächste Präparat wird uns lehren, welches die

gewöhnlichere Entstehungsweise dieser Leukocyten im Blute ist. Vorher müssen wir noch einen Blick in unser so wichtiges Präparat werfen, um noch einen letzten Körper zu erwähnen, den wir bisher mit Absicht vernachlässigt haben.

Das bisher geschilderte Präparat enthält auch noch Bizzozero's Blutplättchen und es ist von hohem Interesse, auch die Entstehung dieser in demselben Blute verfolgen zu können.

Die Blutplättchen erscheinen mit der Ehrlich'schen neutralen Lösung als violette Plättchen, die, wie im Blute des Erwachsenen, in Häufchen zusammen liegen. Dieser violette Ton neigt sich zuweilen etwas dem Blau zu, wie wir ihn bei den Kernen der weissen Blutkörperchen gefunden haben. Dabei ergiebt sich die auffallende Thatsache, dass, je mehr die Farbe der Blutplättchen zum Blau oder Blaugrün hinneigt, um so weniger die Plättchen einzeln von einander zu unterscheiden sind. Diese bilden dann ein undefinirbares blaugrünes Häufchen, welches hin und wieder durch einen schwarzen Punkt unterbrochen ist (Fig. 3). Ist diese Erscheinung schon sehr auffällig — selbstverständlich ist eine Verwechselung mit Farbstoffniederschlägen ausgeschlossen, - so verlangt die Beobachtung noch viel grösseres Interesse, dass gar nicht selten aus einem — in diesem Falle kugelrunden — dunkelbraunrothen Blutkörperchen eine Menge violett gefärbter Blutplättchen hervorzukommen scheint, sodass das an einer Seite geplatzte rothe Blutkörperchen mit den aus dem Defekt hervorgebrochenen Blutplättchen den Eindruck einer geplatzten Granate macht (Fig. 4, 5, 6). In ähnlicher Weise kann man auch die oben geschilderte bläuliche amorphe Masse aus dem rothen Blutkörperchen herauskommen sehen.

In dem uns vorliegenden Präparate übertrifft die Zahl der Uebergänge von weissen Blutkörperchen zu Blutplättchen, d. i. die Zahl der formlosen blaugrünen Haufen, diejenige der Blutplättchenhaufen, während wir aus einem der nächstfolgenden Präparate ersehen werden, dass diese Uebergangsformen gegen die Blutplättchen mit dem Alter des Blutes zurücktreten. Wir müssen schon aus diesen Beobachtungen den Schluss ziehen, dass die Blutplättchen, analog den weissen Blutkörperchen, aus den kernhaltigen rothen Blutkörperchen hervorgehen, in der Weise, dass der Kern des kernhaltigen rothen entweder zum farblosen Blutkörperchen wird oder seine Struktur verliert, die tincto-

rielle Eigenschaft des Kerns aber noch behält und die Uebergangsform bildet, oder drittens sowohl die Kernstruktur als auch die Fähigkeit, Kernfärbemittel anzunehmen, einbüsst und zum Blutplättchen degradirt wird. Mit dieser Identität von Kern und Blutplättchen stimmt auch das Ergebniss einer im physiologischen Institut zu Berlin jüngst von Lilienfeld mit grosser Sorgfalt angestellten Untersuchung überein, wonach die Bluttplättchen gleich den Kernen Nuclein enthalten.

Einige kaum gefärbte Körnchenschatten, die hier und da im Präparate — resp. in anderen desselben Blutes — erkannt werden konnten, lassen es nicht zweifelhaft erscheinen, dass als vierter Ausgang des Kerns der rothen Blutkörperchen eine mehr oder weniger vollständige Resorption anzuerkennen ist.

Die Mannigfaltigkeit, welche das eben beschriebene Blut des etwa zwölftägigen Mäuseembryonen bietet, wird fast noch übertroffen von dem Blute des oben erwähnten menschlichen Embryonen von ca. 5 cm Länge. Alle die eben geschilderten Formenübergänge sind auch in derartigen Präparaten in vielen Exemplaren vorhanden. Das bunte, nur schwer auflösbare Bild wird hauptsächlich durch den Reichthum an noch unveränderten kugelförmigen Metrocyten hervorgerufen, welche inmitten der geschilderten kernhaltigen und kernlosen rothen und farblosen Blutkörperchen anzutreffen sind.

Die jetzt noch zu besprechenden Präparate dienen hauptsächlich zur Ergänzung und Vervollkommnung der bisher gemachten Beobachtungen, besonders in Bezug auf den Menschen.

Um nicht durch die Schilderung des Blutes um wenig älterer menschlicher oder Mäuseembryonen zu ermüden, wollen wir, um Wiederholungen zu vermeiden, gleich zur Besprechung des Blutes von dem lebenden sechszehntägigen Kinde schreiten, welches, wie oben angegeben, etwa zwei Monate zu früh geboren, einen Tag nach Entnahme des Blutes verstarb. Ein Vergleich mit dem Blute des eben in Kürze erwähnten, menschlichen Embryonen wird erkennen lassen, welche Veränderungen das Blut in den dazwischen liegenden Zeitabschnitten zu durchlaufen hatte.

Es fanden sich in dem Blute des zu früh geborenen Kindes (Fig. 7):

1. Normale rothe Blutkörperchen mit Delle. Grössenunterschiede zwischen den einzelnen Exemplaren waren ebenso wenig

zu erkennen, wie Unterschiede in der Farbennüance. Es haben sich demnach die Farbenverschiedenheiten und Grössenunterschiede der rothen Blutkörperchen erster und zweiter Generation bereits ausgeglichen.

Es soll an dieser Stelle erwähnt werden, dass der Ausgleich bei noch nicht geborenen Kindern vom 7. Monat sowie bei Mäuseembryonen von ca. 18 Tagen (etwa 4 Tage vor der Geburt) noch nicht eingetreten ist.

2. Rothe Blutkörperchen ohne Delle, etwa von der Grösse der gewöhnlichen unter No. 1 geschilderten, aber von intensiverer braunrother Farbe und kugelrunder Gestalt. Derartige rothe Blutkörperchen sind im Blute bedeutend jüngerer Früchte noch nicht anzutreffen, jedoch wurden sie im Blute älterer Kinder fast regelmässig gefunden. Es machte erhebliche Schwierigkeiten, die Bedeutung dieser, bisher — soweit mir bekannt ist — noch nicht beschriebenen rothen Blutkügelchen zu ergründen, zumal da es bei der rothen Farbe der Oberfläche unmöglich ist, in das Innere der Zelle hineinzublicken. Aufschluss über diese Blutkugeln konnte erst erlangt werden, als es gelungen war, eine andere Gruppe von körperlichen Elementen, die sich ebenfalls in demselben Blute fanden, zu erklären.

3. Diese zelligen Körper, weisse Blutkörperchen darstellend, fielen durch eine hämoglobinhaltige Kappe auf, welche mit dem Protoplasma der Leukocyten verwachsen war. Während es anfangs schien, als ob die rothen Kappen nur zufällig diesen anlagen, fand sich bei sorgfältigster Betrachtung und Benutzung der stärksten Vergrösserungen ein Zusammenhang zwischen den weissen Blutkörperchen mit den rothen Kappen, derart, dass das Protoplasma der Leukocyten identisch war mit der inneren, fast farblosen — nur leicht röthlichen — Wand des rothen Blutkörperchens. Denn um ein solches handelt es sich. Nachdem durch Vergleiche mit ähnlichen Präparaten älterer Kinder und besonders durch solche Zellen, in denen die Trennung von weissem und rothem Blutkörperchen erst begann (Fig. 6b), festgestellt werden konnte, dass der körperliche Zusammenhang beider Zellengruppen keine Täuschung war, konnten auch noch andere Eigenthümlichkeiten solcher rothen Blutkörperchen, die mit weissen in organischer Verbindung standen, aufgefunden werden.

In erster Linie fiel in die Augen, dass die mit Leukocyten

zusammenhängenden rothen Blutkörperchen ohne Ausnahme die gesättigte Farbe der oben besprochenen rothen Blutkügelchen besassen. Ferner waren an ihnen sehr häufig Risse mit grösster Deutlichkeit sichtbar, die darauf hinzuweisen schienen, dass die Kappenform durch eine Art Sprengung hervorgerufen sei. In der That kann es bei Betrachtung vieler solcher Doppelformen keinem Zweifel mehr unterliegen, dass diese Doppelkörperchen aus den rothen Blutkugeln hervorgegangen sind. Die rothen Blutkugeln sind Blutkörperchen, welche deshalb undurchsichtig und dellenlos sind, weil sie noch einen Inhalt haben.

Was ist das für ein Inhalt? Woher stammt dieser?

Beginnen wir mit der Beantwortung der zweiten Frage. Wir erwähnten bei der ausführlichen Behandlung des Austritts eines kernhaltigen rothen Blutkörperchens aus dem Metrocyten, dass das kernhaltige rothe — der Normoblast — im Augenblicke seines Austritts einen kugelförmigen Kern und ringsherum eine flächenförmige hämoglobinhaltige Krause besitzt. (Ein Vergleich mit dem Planeten Saturn ist nicht von der Hand zu weisen.) Es ist nun häufig zu sehen, dass die Krause um die Kernkugel nicht immer einfach sondern zuweilen auch doppelt liegt, d. h. dass die Krause keine mathematische Ebene bildet. Wird nun der Kern, ähnlich so, wie wir es bei einigen Metrocyten gesehen haben, allseitig von der hämoglobinreichen, undurchsichtigen Krause umgeben, dann haben wir um den kugligen Kern einen kugligen Hämoglobinmantel, d. i. die rothe Blutkugel. Diese entspricht also dem kernhaltigen rothen Blutkörperchen.

Jetzt können wir auch zur Beantwortung der Frage nach dem Inhalt der Blutkugel schreiten. Der Inhalt ist der Kern des kernhaltigen rothen Blutkörperchens, der nicht aus einem Kreise herausgetreten ist — wie wir es oben gesehen haben, — sondern der jetzt eine Hämoglobinkugel gesprengt und seinen Austritt erzwungen hat. So lange der Kern im Innern der Blutkugel weilt, ohne eine bedeutende Grösse zu erreichen, hält der Kugelmantel den Druck des wachsenden Kerns aus. Hat dieser aber eine bestimmte Spannung erreicht, dann kann der Mantel des rothen Blutkörperchens nicht mehr widerstehen, und wie eine zusammengedrückte Spirafelfeder schnellt

der gewachsene Kern, d. i. das fast fertige weisse Blutkörperchen, aus dem zerrissenen rothen heraus.

Dass der specifisch leichte Leukocyt mit seinem lockeren Protoplasmaleib nach der Befreiung aus dem starren rothen Blutkörperchen dieses an Grösse meistentheils übertreffen wird, bedarf wohl nicht erst der besonderen Erwähnung. Denn nur dadurch, dass das weisse Blutkörperchen allmählich das rothe an Grösse übertrifft, wird dieses letztere zersprengt. Ich muss daher den von meinem hochgeschätzten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Ehrlich erhobenen Einwand, dass doch das grosse weisse Blutkörperchen nicht aus dem kleinen rothen hervorgehen könne, als nicht stichhaltig zurückweisen.

Durch die sprengende Kraft des weissen Blutkörperchens wird das rothe Blutkörperchen häufig in mehrere Theile von gleicher oder auch verschiedener Grösse gerissen. Fig. 6b zeigt ein Exemplar, in welchem ein kleines Stück, vom rothen Blutkörperchen abgerissen, noch am weissen haftet. Durch die lange Widerstandsfähigkeit des rothen Blutmantels einerseits und das plötzliche Herausschnellen des weissen Blutkörperchens andererseits erklärt es sich auch, warum der Status nascendi dem Beobachter so überaus selten vor Augen tritt. Unter vielen Hunderten von Blutpräparaten konnte ich nur sehr wenige zusammenhängende Zellen finden, wie wir sie in Fig. 6b sehen, während das weitere Stadium, wie in Fig. 5a und 6a häufiger zur Beobachtung kam.

Wir haben oben gesehen, dass zuweilen der aus dem Normoblasten heraustretende Kern schon die Grösse eines ausgewachsenen Leukocyten hat, es wurde aber gleich dabei betont, dass diese Art des Austritts des weissen Blutkörperchens die seltenere ist. Häufiger ist das Herausspringen aus der Blutkugel, namentlich nach der Geburt. Es soll damit nicht gesagt werden, dass im extrauterinen Leben die Kugelbildung des Normoblasten nicht auch unterbleiben kann und der fast schon ausgebildete Kern durch Zerreissung des hämoglobinhaltigen Protoplasmaringes — wie wir oben im embryonalen Blute häufig beobachtet haben — heraustritt. Doch glaube ich, dass es sich in solchen Fällen um pathologische Zustände handelt. Gewöhnlich ist der aus dem rothen Ringe heraustretende Kern ein noch unentwickeltes weisses Blutkörperchen und entwickelt sich erst nach

seiner Befreiung weiter. Diese Weiterentwicklung findet ebenso intra- wie extrauterin statt. Die Regel ist jedoch, dass sich eine Blut k u g e l bildet und die Kerne in derselben so lange festgehalten werden, bis sie sich zu fast ganz ausgebildeten Leukocyten herangebildet haben. Dann wird der Mantel gesprengt und es treten sowohl Lymphocyten als auch mononucleäre Zellen als auch polynucleäre mit schon gebildeter neutrophiler Körnung hervor; ja in einem Falle kam bereits eine eosinophile Zelle heraus.

Ich will gleich anschliessen, dass die Blutplättchen ebenso aus der Blutkugel herausfliegen. Während beinahe in jedem Präparate, in welchem überhaupt Blutplättchen sichtbar sind, rothe Blutkugeln mit den aus ihnen — einer Rauchwolke ähnlich — hervorbrechenden Blutplättchen gefunden werden, kann ich mich nicht besinnen, jemals aus einem flächenförmigen kernhaltigen Blutkörperchen Blutplättchen heraustreten gesehen zu haben. Auch im Blute des oben geschilderten Embryonen waren die Plättchen und Uebergangsformen aus k u g e l f ö r m i g e n Blutkörperchen herausgekommen (Fig. 4f und g). Wie bei den weissen Blutkörperchen regelmässig, so ist die intensivere Farbe des rothen Blutmantels beim Austritt der Blutplättchen noch häufig zu beobachten.

Der organische Zusammenhang zwischen rothem und weissem Blutkörperchen wird durch das Protoplasma des Leukocyten gebildet. Diese schwach röthliche Zellsubstanz hängt mit der inneren concaven Seite des rothen Blutkörperchens zusammen, sodass man häufig Bilder sieht, in welchen der auseinander gerissene Rand des rothen Blutkörperchens nach aussen gewulstet ist (Fig. 5 und 6a und b).

Wenn es sich bestätigt, dass der äussere röthliche Saum des den Normoblasten verlassenden „freien Kerns" identisch ist mit der achromatischen Kernsubstanz, so würde auch nach dem Wachsen des aus dem Kern hervorgegangenen Leukocyten das Protoplasma des weissen Blutkörperchens sich mit der achromatischen Kernsubstanz decken. So wahrscheinlich mir die Richtigkeit dieser Behauptung erscheint, so kann ich doch an dieser Stelle keine weiteren Beweisstücke dafür herbeischaffen.

Es soll hier gleich einer anderen Beobachtung Erwähnung geschehen, die zwar in dem augenblicklich zur Besprechung vor-

liegenden Blutpräparate, nicht häufig zu machen ist, welche jedoch hierher gehört und keineswegs zu unterschätzen ist.

Man sieht nämlich in diesem Präparate, ganz besonders häufig aber in den Quetschpräparaten aus den blutbildenden Organen — deren genauere Besprechung einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben soll — kernhaltige rothe Blutkörperchen verschiedener Grösse neben einander. Auffallend bei diesen ist jedoch in erster Linie, dass mit der weiteren Entwicklung und Abblassung des Kerns der hämoglobinhaltige Zellenleib ebenfalls an Intensität der Färbung verliert. Dieser ganz allmähliche Uebergang in der Färbungsintensität von Protoplasma und Kern geht soweit, dass es häufig zur Unmöglichkeit wird, in demselben Gesichtsfelde ein ausgewachsenes und zu gleicher Zeit abgeblasstes kernhaltiges rothes Blutkörperchen von einem Lymphocyten zu unterscheiden. In solchem Falle ist der Kern des Normoblasten ganz bedeutend gewachsen, während der hämoglobinhaltige Protoplasmaleib derartig schmal und schwach gefärbt erscheint, dass man gezwungen ist, ihm jeden Gehalt an Hämoglobin abzusprechen (Fig. 5f, 6f, 8c). Als Analogon zu dieser Erscheinung kann man namentlich in Präparaten von embryonalen Lebern polynucleäre Zellen und Zellen mit Ringkernen sehen, die einen mässig stark rothgefärbten Rand — ähnlich dem der Normoblasten — besitzen (Fig. 8d). Daraus ergiebt sich, dass nicht nur die strukturlose Masse, welche die Concavität des rothen Blutkörperchens bildet, in das Protoplasma des Leukocyten übergeht, sondern dass auch der hämoglobinhaltige Leib des rothen Blutkörperchens, nach Verlust seines Hämoglobins und Umwandlung in die strukturlose Masse, an der Bildung des Protoplasmas des Leukocyten theil nehmen kann.

Kehren wir nach diesen Abschweifungen zu unserem Blutpräparate des zu früh geborenen Kindes zurück, so haben wir noch aufzuzählen:

4. Polynucleäre Zellen mit neutrophiler Körnung.
5. Eosinophile Zellen (Fig. 5h).
6. Mastzellen.
7. Ehrlich's Uebergangszellen.

Blutplättchen konnten nicht nachgewiesen werden.

Wir dürfen von diesem Präparate nicht scheiden, ohne noch eine Eigenthümlichkeit zu besprechen, welche diesem Blute cha-

rakteristisch ist. Ich meine die Form des Kerns der kernhaltigen rothen Blutkörperchen. Während der Kern der Normoblasten bei Menschen und Mäusen, die extrauterin leben, eine blaue oder blaugrüne Farbe annimmt und eine — wenn auch noch so plumpe — Kernstruktur zeigt, hat der Kern des Normoblasten in diesem Präparate ein hellglänzendes, perlenartiges Aussehen ohne Struktur. Das Blut des zu früh geborenen, aber extrauterin noch lebenden, Kindes besitzt also einen Bestandtheil, den es nur mit Blut aus dem intrauterinen Leben gemeinsam hat. Sollte diese Kernform der Normoblasten bei allen zu früh geborenen Kindern wiederkehren, so würde dadurch ein blutdiagnostisches Merkmal zur Feststellung der Frühgeburt gewonnen sein. Leider war es mir bisher unmöglich, einen zweiten derartigen Fall zu untersuchen.

Wenn wir endlich noch einige Besonderheiten des Blutes junger Kinder besprechen, so wäre wohl zunächst zu erwähnen, dass neben normalen rothen Blutkörperchen und einigen Normoblasten die Zahl der Leukocyten auffallend gering ist. Bei etwas älteren Kindern, namentlich solchen, die an sekundären Anämien und lienaler Leukaemie litten, war die relative Häufigkeit von noch zusammenhängenden rothen und weissen Blutkörperchen auffallend. In einzelnen Präparaten betrug die Zahl der noch nicht getrennten Blutkörperchen zwanzig und mehr. Die Figuren 5 und 6 entstammen solchen Präparaten.

Zahlreiche Untersuchungen des Blutes von erwachsenen Mäusen, die zu einem anderen Zweck mit Tetanuserde tetanisch gemacht worden waren, ergeben eine auffallende Uebereinstimmung des tetanischen Blutes mit dem Blute anaemischer und leukaemischer Kinder. Denn auch im Tetanusblute waren in jedem Präparate Leukocyten in statu nascendi sichtbar neben einer grossen Anzahl von Blutkügelchen, die eben ihre Blutplättchen verloren.

Zum Schlusse müssen wir noch Ehrlich's Megaloblasten, die wir im Anfange dieser Arbeit von Hayem's Riesenzellen und Howell's Ahnenzellen getrennt hatten, einen Platz anweisen (Fig. 5 e). Ehrlich giebt selbst an, dass seine Megaloblasten — resp. Gigantoblasten — den Normoblasten entsprechen, glaubt

aber mit Müller, dass die Entwicklung der Gigantoblasten bei der perniciösen Anaemie darauf beruhe, dass das Blut embryonalen Charakter angenommen hat. Mit dieser Auffassung stimme ich nicht überein. Es sind vielmehr Ehrlich's Megaloblasten als Normoblasten aufzufassen, die durch eine nicht näher bekannte Ursache ihren Kern sehr lange behalten und durch weiteres Wachsthum die riesige Grösse der Megaloblasten erreichen. Dass die Megaloblasten mit den Metrocyten nichts zu thun haben, geht schon aus dem Verhältnisse des Kerns zum Protoplasmaleib hervor. Bei den Metrocyten — soweit sie nicht in Theilung begriffen sind — kleiner Kern, grosser Leib; bei den Megaloblasten grosser Kern, grosser Leib. Als ganz besonderes Unterscheidungsmittel dient aber die Struktur des Kerns in beiden Zellen. Während Ehrlich's Gigantoblasten, entsprechend dem Kerne des extrauterinen Blutes, ein deutliches Kerngerüst besitzen, haben die Metrocyten, entsprechend dem Kerne des intrauterinen Blutes, Bläschenform, ohne besondere Kernzeichnung — solange, wie schon erwähnt, der Kern sich in Ruhe befindet —. Meine Ansicht über den Werth des Megaloblasten findet eine Stütze an Rindfleisch's Meinung, dass nämlich „der Fehler der Blutbildung bei der perniciösen Anaemie darin liegt, dass bei dieser die kernhaltigen rothen Blutkörperchen ihren Kern behalten". Ich möchte zusetzen: zu lange behalten.

Ein derartiges Gebilde, welches zu lange seine beiden Componenten an einander fesselt, kann, wie leicht einleuchtet, weder die Funktionen des rothen Blutkörperchens noch die des weissen verrichten.

Aus unseren Blutpräparaten ergiebt sich also — unter Vernachlässigung der oben beschriebenen Abweichungen — für die Entwickelung der Blutkörperchen im strömenden Blute folgendes

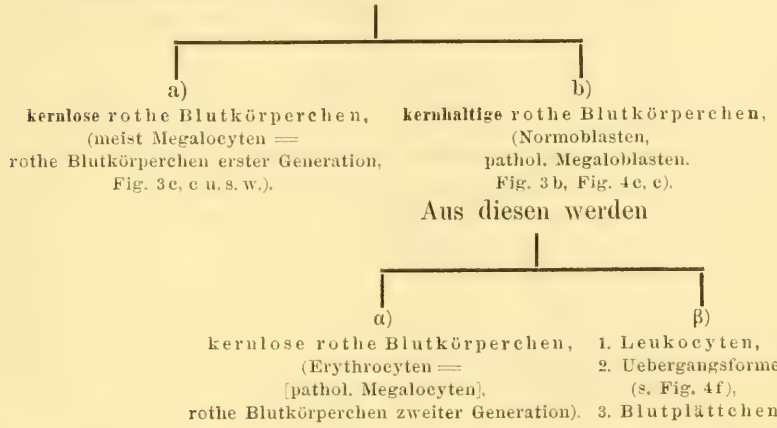
Schema:

Metrocyten, I. Generation (grosse, kernhaltige, hämoglobinreiche Blutkugeln, s. Figg. 1 und 2 a, a, a u. s. w.).

Durch Karyokinese entstehen daraus

Metrocyten-Tochterzellen, oder II. Generation. (Figg. 1 und 2 b, b u. s. w.; Figg. 3 und 4 a, a u. s. w.).

Diese theilen sich in



Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV und XV.

Die Figuren wurden vermittelst des Zeiss'schen Zeichenapparats hergestellt und zwar sämmtlich mit dem Apochromaten von 1,40 mm Apertur und 3 mm Brennweite. Da Compensationsocular No. 18 zum Zeichnen verwendet wurde, so entspricht die Vergrösserung 18×83, also fast 1500. Die einzelnen Zellen hat Frl. P. Günther mit grosser Naturtreue wiedergegeben.

Figur 1 und 2. Blut von einem 5 mm langen Mäuse-Embryonen.

Fig. 1. a) Metrocyten erster Generation in verschiedenen Stadien der Theilung; a[1]) Metrocyt mit 3 Kernen.
b) Metrocyten-Tochterzellen.

Fig. 2. a) Metrocyten erster Generation in verschiedenen Stadien der Theilung (Ehrlich's neutrales Gemisch).
b) Metrocyten-Tochterzellen.

Figur 3 und 4. Blut von einem etwa 12—15 Tage alten Mäuse-Embryonen.

Fig. 3. a) Metrocyten-Tochterzellen in verschiedenen Stadien der Krausenbildung.
b) Junge kernhaltige rothe Blutkörperchen, noch orange gefärbt, gleich nach dem Austritt aus dem Metrocyten.

c) Megalocyten, id est: Metrocytenreste nach Ausscheidung der kernhaltigen rothen Blutkörperchen. Orangefarbe. Einzelne (c^1, c^2, c^3) lassen noch den Riss erkennen, der durch die Krausenbildung entstanden ist.

d) Normale rothe Blutkörperchen, nach Verlust der Kerns (bordeauxroth).

Fig. 4. a) Metrocyten, deren Kern nebst Krause die Blutkugel zu verlassen in Begriff steht.

b) Langgestreckter Metrocyt, dessen Kern scheinbar ohne Krausenbildung auszutreten strebt.

c) Junge kernhaltige rothe Blutkörperchen, noch orangefarben, gleich nach Austritt aus dem Metrocyten; c' = heraustretender Kern.

d) Weiter ausgewachsene kernhaltige rothe Blutkörperchen, zum Theil mit Krausen in mehreren Ebenen; d^1 = heraustretender Kern.

e) Grosse kernhaltige rothe Blutkörperchen, die in Folge von Wachsthum des Kerns und Schwund des Hämoglobinrandes von Lymphocyten schwer zu unterscheiden sind, insbesondere e^1.

f) Uebergangsformen (von Leukocyten und Blutplättchen) aus kugelförmigen rothen Blutkörperchen heraustretend.

g) Blutplättchen, aus einem kugelförmigen rothen Blutkörperchen heraustretend.

h) Normale rothe Blutkörperchen, noch poikilocytisch geformt.

Figur 5 und 6. Aus dem Blute von Kindern mit lienaler Leukaemie und sekundärer Anaemie, zum Zwecke der Demonstration zusammengestellt.

Fig. 5. a) Polynucleäre Zellen mit neutrophiler Körnung, aus ihren Blutkugeln hervorbrechend.

b) Lymphocyt (oder mononucleäre Zelle), aus der Blutkugel hervorbrechend.

c) Blutplättchen, aus ihren Blutkugeln herausspringend.

d) Kernhaltige rothe Blutkörperchen (Normoblasten) mit verschieden stark gefärbtem Kern und ungleich grossem hämoglobinhaltigem Protoplasmarande.

e) Megaloblast (Ehrlich), grosses kernhaltiges rothes Blutkörperchen.

f) Kernhaltige rothe Blutkörperchen, deren hämoglobinhaltiger Protoplasmarand so schmal und schwach gefärbt ist, dass sie mit Lymphocyten leicht zu verwechseln sind.

g) Mononucleäre Zelle.

h) Eosinophile Zelle.

i) Gewöhnliche rothe Blutkörperchen.

k) Mastzelle, deren Körnung bei der angegebenen Färbung ungefärbt bleibt.

Fig. 6. a) Polynucleäre Zellen mit neutrophiler Körnung, aus ihren Blutkugeln hervortretend, a^1) Leukocyt, schon fast frei.
b) Beginn der Trennung von Leukocyten und rothen Blutkörperchen (Lymphocyten).
c) Blutplättchen, aus ihren rothen Blutkugeln hervorbrechend.
d) Undurchsichtige Blutkugel (noch nicht geplatzt).
e) Markzelle (mononucleäre Zelle mit Körnung, Myeloplaque).
f) (1, 2, 3) Junge Lymphocyten mit verschieden grossem Protoplasmasaum.
g) Normale rothe Blutkörperchen.

Figur 7. Blut von dem zu früh geborenen Kinde.

a) Polynucleäre Zelle mit neutrophiler Körnung.
b) Uebergangszelle Ehrlich's (Uebergang von polynucleärer Zelle zu mononucleolärer Zelle).
c) Mastzelle (Plasmazelle).
d) Zerfallene polynucleäre Zelle mit Körnung.
e) Blutkugeln.
f) Kernhaltige rothe Blutkörperchen.
g) Gewöhnliche rothe Blutkörperchen.
h) Mikrocyten (kleine rothe Blutkörperchen).
i) Grosses kernhaltiges rothes Blutkörperchen (Megaloblast), von einem Lymphocyten mit stark gefärbtem Protoplasmarand schwer zu unterscheiden.

Figur 8. Quetschpräparat von der Leber einer 3 Stunden alten Maus.

a) Polynucleäre Zelle mit neutrophiler Körnung.
b) Mononucleäre Zelle mit Körnung.
c) Mononucleäre Zelle.
d) Mononucleäre Zellen mit Ringkernen.
e) Kernhaltige rothe Blutkörperchen, den Lymphocyten äusserst ähnlich.
f) Lymphocyten.
g) (Junge) kernhaltige rothe Blutkörperchen. g^1) Austritt des Kerns nebst einem Protoplasmasaum.
h) Kernhaltige rothe Blutkörperchen mit bläschenförmigem Kern und wenig Protoplasma.
i) Gewöhnliche rothe Blutkörperchen.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Ueber die Entwicklung der nicht knorpelig vorgebildeten Skelettheile in den Flossen der Teleostier.

Von

Ross Granville Harrison, B. A.,
Fellow der Johns Hopkins Universität, Baltimore.

Hierzu Tafel XVI, XVII, XVIII.

Die Flossen der Selachier haben ausser einer knorpeligen Stütze ein sogenanntes Hornskelet, welches aus der Lederhaut stammt. Es besteht das Hornskelet aus zahlreichen dünnen Fäden, die in der untersten Schicht der Haut eingebettet liegen. Sie dehnen sich von dem durch die knorpeligen Strahlen gestützten Theil der Flosse, parallel zu einander gelagert, bis zur Peripherie aus und machen so die Flosse mehr oder weniger steif. Die Fäden sind im Querschnitt rund, an beiden Enden spitz auslaufend und dem äusseren Anschein nach vollständig structurlos und homogen. Die Natur und der Ursprung dieser Elemente sind Gegenstand zahlreicher Erklärungsversuche und Spekulationen gewesen. Man hat verschiedene Hypothesen darüber aufgestellt: Owen erklärt sie homolog den Klauen und Nägeln der höheren Wirbelthiere; Leydig (2) spricht sie als chitinisirtes Bindegewebe an; auch Bruch (3) setzt einen Ursprung aus dem Bindegewebe voraus; Gegenbaur (5) spricht unter Berücksichtigung der chemischen Reaktion und des Umstandes, dass cellulare Struktur fehlt, die Hornfäden der Kategorie der Cuticularbildungen zu und hält sie einzig vergleichbar mit der intercellularen Substanz des Bindegewebes.

Der Umstand, der diese Formation so besonders interessant macht ist, dass, wie schon Vogt (1) beim Lachs und andere Forscher bei verschiedenen anderen Arten der Teleostier bemerkt

hatten, ähnliche Fäden in den Flossen und den unpaaren Flossensäumen der Embryonen der Knochenfische gefunden werden.

Das letzte Schicksal der Hornfäden und ihre Beziehung zu den sogenannten bleibenden Flossenstrahlen ist auch Gegenstand der Beobachtung gewesen, obwohl sehr wenige von diesen sorgfältig genug angestellt worden sind. Es scheint indessen allgemein angenommen zu werden, dass die Hornfäden in erwachsenen Stadien als solche verschwinden. Wie einige Beobachter annehmen, schmelzen sie zur Bildung der dauernden Flossenstrahlen zusammen und ihre Gegenwart in ihrer unveränderten Form soll sich auf die Fettflosse der Salmoniden beschränken, wo sie die einzige Skeletstütze bilden.

Es mögen hier die verschiedenen Ansichten der einzelnen Autoren folgen.

Bruch (3) sagt nach Beobachtungen bei Spinax: „Sie (Hornfäden) entsprechen den Flossenstrahlen der Knochenfische, welche zwar knöchern, aber nie knorpelig auftreten. Sollte dies vielleicht ihr körperchenloses Knochengewebe im unverknöcherten Zustande sein?“

Lotz (4) schliesst aus seinen Untersuchungen an Salmo salar: „Im übrigen erscheinen sie (Flossenstrahlen) ganz homogen und nur am Ende ausgefasert in jene feinen primitiven Strahlen (Hornfäden). Essigsäure lässt jedoch erkennen, dass sie in ihrer ganzen Länge nur aus einem Büschel solcher feinen Strahlen bestehen, deren Entstehung noch in das Eileben des Thieres zurückfällt.“

Gegenbaur (5) sagt: „Was die histologische Bedeutung angeht, so ist zu erwägen, dass keinerlei Zellgebilde oder Fortsätze von solchen innerhalb der ‚Hornfäden‘ vorkommen, so dass sie also kein Gewebe in histologischem Sinne vorstellen, so wenig als andere abgesonderte Theile, in denen weder Zellen noch Ausläufer von Zellen vorkommen, z. B. die Schalen von Mollusken u. s. w. * * * Wenn die Hornfäden auch die Knochenstrahlen functionell ersetzende Gebilde sind, so bestehen beide Gebilde doch bis jetzt ohne alle Vermittlung und die Hornfäden können als Vorläufer der knöchernen Radien betrachtet werden, welche schwinden, wenn die knöchernen Bildungen an ihre Stelle treten. Bei den Teleostiern erhalten sich diese ‚Hornfäden‘ nur in der ‚Fettflosse‘. * * * Das Vorkommen solcher Fäden bei Teleostier

weist auf Zustände, die mit Selachiern verwandt sind und ist um so wichtiger, als die Fettflosse gerade in den Abtheilungen der Physostomi sich findet, die auch durch die übrige Organisation am wenigsten weit von einem den Knochenfischen gemeinsamen Ausgangspunkt sich entfernt haben."

Von la Valette St. George (11) stimmt im Wesentlichen mit Gegenbaur überein und sagt: „Ihr (Hornfäden) Vorkommen ist ein sehr beschränktes und in phylogenetischer Beziehung besonders beachtenswerth."

Swirski (10) nimmt, ohne tiefer die Sache zu verfolgen, die Ansicht an, dass die Flossenstrahlen durch das Zusammenwachsen der Hornfäden gebildet werden.

Die umfassendste Arbeit über diesen Gegenstand ist von Ryder (13). Bei der Besprechung des Schicksals der Hornfäden bei den Teleostiern, welchen er den Namen „Actinotrichia" giebt, sagt er: „They either atrophy together with the atrophied portions of the median folds, or they persist as in the adipose fins of Salmo, Amiurus etc., or they coalesce and become enveloped by a homogeneous substance (Fig. 10, Pl. IX) to form permanent rays, or they become more or less covered by the mesoblast, and some finally atrophy."

Rabl (20) sagt: „An mehreren Embryonen von Pristiuris und ebenso an einem Acanthias-Embryo konnte ich mich überzeugen, dass die Hornfasern der Squalidenflossen mesodermale Bildungen sind."

O. Hertwig (8), Hubrecht (9) und Paul Mayer (15) erwähnen die Hornfäden, gehen aber auf ihre Histogenese nicht näher ein.

Die letzte Arbeit von Ryder, sowie mehrere frühere Arbeiten desselben Autors über unseren Gegenstand standen leider nicht zu meiner Verfügung, so dass ich nur mit einiger Wahrscheinlichkeit annehmen darf, die darin ausgesprochenen Ansichten seien von den mir bekannt gewordenen nicht wesentlich verschieden.

Im Gegensatze zu der von Gegenbaur ausdrücklich betonten, und von anderen Autoren stillschweigend angenommenen Behauptung, dass das Vorkommen dieser Hornfäden bei erwachsenen Teleostiern auf die Fettflosse der Salmoniden beschränkt sei, wird in der folgenden Arbeit gezeigt werden, dass sie ohne Aus-

nahme in allen Flossen, paarigen und unpaaren, bei allen Teleostiern zeitlebens erhalten bleiben. Da ich immerhin nur eine beschränkte, wenn auch über alle Ordnungen ausgedehnte Untersuchung von Flossen angestellt habe, so ist es nicht ausgeschlossen, dass bei dieser oder jener von mir nicht untersuchten Art die Hornfäden auch fehlen können.

Wir halten auch die zuerst von Lotz ausgesprochene und dann von Ryder angenommene Ansicht nicht für zutreffend, dass die knöchernen Strahlen aus einer Verschmelzung der Hornfäden hervorgingen. Es wird gezeigt werden, dass sowohl Hornfäden als Strahlen einer ähnlichen oder gleichen Zellthätigkeit ihren Ursprung verdanken, und dass ihr definitiver Formunterschied nur von den verschiedenen lokalen Umständen herrührt, unter denen sie entstanden sind. Mit anderen Worten, dass die Grundsubstanz der Knochenstrahlen und die Hornfäden in chemischer und histogenetischer Beziehung einander durchaus entsprechen.

Material und Methoden.

Für die embryologischen Zwecke der Untersuchung stand durch die Güte des Herrn Geheimrath von la Valette St. George mir der gewöhnliche Rheinlachs, Salmo salar, zur Verfügung, dessen Eier in der mit dem Anatomischen Institut verbundenen Fischzucht jährlich in grosser Menge erbrütet werden. Zum Fixiren und Härten wurden verschiedene Methoden angewandt — eine gesättigte Lösung von Sublimat in fünfprocentiger Essigsäure, Perenyi'sche Flüssigkeit, Flemming's stärkere Chrom-osmo-Essigsäure-Lösung und Kalium-Goldchlorid nach der Ranvier'schen Citronensaft-Methode.

Im allgemeinen gab die besten Resultate die Flemming'sche Lösung, in welche die Embryonen zur Härtung zwölf bis vierundzwanzig Stunden gelegt wurden; sie wurden dann in fliessendem Wasser gut ausgewaschen und zur weiteren Härtung in Alkohol von allmählich steigendem Procentgehalt eingelegt.

Die Beobachtungen über die Entwicklung der Hornfäden sind fast ausschliesslich an den unpaaren Flossensäumen gemacht, weil diese sich leichter und besser präpariren liessen, als die paarigen Flossen; obgleich hinlänglich beobachtet werden konnte, dass auch diese einen völlig gleichen Entwicklungsprocess aufwiesen wie die unpaaren Flossen. Die besten Präparate werden

auf folgende Weise erhalten: Man macht mit einem scharfen Messer einen Einschnitt auf einer Seite des Körpers in seiner ganzen Länge vom Schwanz anfangend bis zum Dottersack. Dann können bei sorgfältiger Manipulation mit einem feinen scharfen Lanzetmesser die beiden Muskelplatten von einander getrennt werden. Mit ihnen zugleich spaltet man die Haut der Flossensäume, welche in den jüngeren Entwicklungsstadien nur ein sehr lockeres Mesenchym aufweist. Die Präparate werden am besten mit Delafield's Hämatoxylin gefärbt und, nachdem die noch anhaftenden Theilchen von Muskeln mit einem scharfen Messer sorgfältig abgeschnitten sind, mit der Epidermis nach unten in einen Tropfen einer Mischung von gleichen Theilen Wasser und Glycerin auf den Objektträger gebracht. Diese Methode hat den Nachtheil, dass als Hintergrund für den zu beobachtenden Gegenstand eine dicke Schicht von Epidermis erscheint, die sich eben so leicht färbt wie die Fortsätze der Mesenchymzellen. Aber diese Schwierigkeit ist, wie ich glaube, unüberwindbar, da die Hornfäden zunächst zu zart sind und zu eng an der Epidermis anliegen, als dass man sie davon trennen könnte.

Schnitte wurden nach allen möglichen Richtungen gemacht; für die jüngeren Stadien waren sie aber praktisch werthlos, ja manchmal sogar irreführend.

Entwicklung der Hornfäden.

Die Hornfäden entstehen nicht absolut gleichzeitig in der ganzen Länge des unpaaren Flossensaumes; doch ist der einzige ausgeprägte Unterschied in der Zeit ihres Auftretens darin zu finden, dass in dem vor dem After liegenden Theile des Bauchsaumes sie zuletzt und viel später als die übrigen erscheinen. Im Allgemeinen kann man sagen, dass sie sich etwas früher entwickeln in den Anlagen der Flossen als in den zwischenliegenden Theilen des Saumes, und in den Flossen in der folgenden Reihenfolge: Schwanz-, Rücken-, After- und Fettflosse, eine Reihenfolge, die der Entwicklung der Flossen auch in anderen Hinsichten entspricht. Am ersten entstehen überhaupt die Hornfäden an der Brustflosse und zuletzt an der Bauchflosse.

In der Zeit des ersten Entstehens der Hornfäden bestehen die Flossensäume aus zwei Lagen von Epidermis, zwischen welche das Mesenchym, ein fein verzweigtes Netzwerk dort bildend,

hineingewachsen ist. In den Flossenanlagen selbst sind die Mesenchymzellen etwas stärker vermehrt und bilden eine leicht wahrnehmbare Verdickung. Die Muskelknospen sind zu dieser Zeit noch nicht entstanden. Die erste Entwicklung der Fäden findet einige Tage vor dem Ausschlüpfen des Embryos statt, ungefähr am 45. Tage nach der Befruchtung, wenn er eine Länge von ca. 1 cm erreicht hat (gemessen an gehärteten Exemplaren).

Wenn ein Präparat dieses Stadiums, in Kalium-Goldchlorid nach der oben beschriebenen Weise hergestellt, mit sehr starker (1400-facher) Vergrösserung betrachtet wird, so kann man deutlich sehen, dass das aus den feinen Zellenfortsätzen bestehende Mesenchymnetzwerk den ganzen Flossensaum nach Breite und Tiefe hin von den Muskeln an bis zum äussersten Rand ausfüllt. Eingebettet in diesem Netzwerk oder vielmehr in den Zellfortsätzen, angereiht wie Perlen an einer Schnur, liegen äusserst zahlreiche, aber sehr kleine Körnchen, die, durch das Gold glänzend roth gefärbt, trotz ihrer geringen Grösse als scharf umgrenzte Körperchen erscheinen (Fig. 1).

Da die Annahme nahe lag, dass diese Körnchen ein chemischer Niederschlag oder ein Produkt wären, das allen Mesenchymzellen gemeinsam wäre, so wurden Präparate dieses Gewebes von anderen Körperstellen entnommen. In diesen Präparaten fehlten aber ausnahmslos die oben im Mesenchym der Flossensäume beschriebenen Körnchen.

An Exemplaren, die mittelst der Flemming'schen Lösung abgetödtet waren, konnten diese Körnchen nur sehr schwierig erkannt werden, wenn sie sich auch als sehr feine stark lichtbrechende Pünktchen darstellten. Das protoplasmatische Netzwerk der Mesenchymzellen konnte nach dieser Methode ebenfalls bemerkt werden, obschon es nicht bis in die feinsten Verästelungen verfolgt werden konnte. Der Zusammenhang des Netzwerkes mit den Körnchen konnte demzufolge bei dieser Methode, die die letzten Ausläufer der Mesenchymzellen nicht deutlich heraushebt, nicht nachgewiesen werden.

Wenn man die oberste Schicht des zuvor beschriebenen, mit Kalium-Goldchlorid dargestellten Präparates in den Focus des Mikroskopes bringt, so dass das am meisten nach innen liegende Gewebe des gespaltenen Flossensaumes im Gesichtsfeld erscheint, so zeigt sich, dass die von den Mesenchymzellen ausgehenden

Fortsätze in dieser Schicht keine gesetzmässigen Orientirungen darbieten (Fig. 1 y). Stellt man tiefer ein, nämlich auf die Schicht dicht unter der inneren Oberfläche der Epidermis, so sieht man deutlich, dass die Zellfortsätze eine ausgesprochene Richtung haben und dass die Körnchen in Zügen angereiht sind, die fast parallel untereinander verlaufen und zwar senkrecht zum äusseren Rand der Flosse (Fig. 1 x). Diese Reihen sind niemals ganz gerade, sondern sind mehr oder weniger geschlängelt.

In den mit Flemming'scher Lösung hergestellten Präparaten von jüngeren Stadien als die jüngsten Goldchloridpräparate, die mir zur Verfügung standen, ist die Anordnung der Körnchen regellos, selbst in den tieferen Lagen (Fig. 2). Aber an Exemplaren von späteren Entwicklungsstadien erscheinen sie ebenso, wie es vorhin von Goldchloridpräparaten gesagt wurde, in parallelen Reihen (Fig. 3). Ihre protoplasmatische Verbindung kann nicht bemerkt werden und daher scheint es, als ob sie frei an der unteren Fläche der Epidermis, ausser jedem Zusammenhang mit den Mesenchymzellen lägen: ein Umstand, der zu Irrthümern führen könnte, wenn nicht die Goldchloridmethode den positiven Nachweis der protoplasmatischen Verbindung erbracht hätte. Ganz kurz nach dieser Entwicklungsperiode geht das beschriebene Bild in ein anderes über. Die Körnchen mit dem zugehörigen Protoplasma treten als ausgeprägte Fäden hervor, indem sie durch eine Grundsubstanz aneinander gereiht sind, die unzweifelhaft ein Produkt der ursprünglichen Zellfortsätze ist. Diese Grundsubstanz färbt sich nun mit Osmiumsäure, so dass sie deutlich wahrgenommen werden kann, obgleich sie nicht so dunkel erscheint, wie die eingebetteten Körnchen (Fig. 4). Zuerst ist der Durchmesser der Fäden nicht so gross wie der der Körnchen, die in den Fäden kurz aneinander folgende Knoten darstellen. Dieser Befund war vorauszusehen, wenn anders die Grundsubstanz das direkte Produkt des Zellfortsatzes ist.

Nachdem diese Umbildung stattgefunden hat, kann man mit Goldchlorid weiter keine brauchbaren Präparate mehr erhalten, weil eine Schwellung der Fäden und keine Färbung mehr eintritt.

Obwohl alle anderen Autoren übereinstimmen, dass die Hornfäden ihren Ursprung aus dem Mesoderm nehmen, sprechen Mc. Intosh and Prince (19) bei Molva vulgaris davon, dass „the

developing fin-rays (embryonic) are more clearly indicatet by granular striations which pass across the membrane [Flossensaum] still very thin and transparent (though a fine reticulation of a superficial character often appears in it) no mesoblast having as yet insinuated itself into the interlamellar fissure, as shown in a section of the haddock on the third day after hatching or even so late as the seventeenth day". Die einzige Erklärung, die hierauf gegeben werden kann, ist die, dass dies „reticulation of a superficial character" doch Mesenchymgewebe ist. Es ist oben von uns gezeigt worden, dass das Mesenchym die Hornfäden bilde, und es kann nicht angenommen werden, dass so bedeutende Unterschiede in der Histogenese bei verschiedenen Species sich fänden, wie es nöthig wäre, wollte man mit Mc. Intosh and Prince bei Molva vulgaris die Hornfäden von der Epidermis entstehen lassen. Die Behauptung dieser Autoren kann aus den beigegebenen Zeichnungen nicht abgeleitet werden. Die angewandten Vergrösserungen sind zu schwach, und es werden erst erneute Untersuchungen an derselben Art ausfindig zu machen haben, wie die Angaben Mc. Intosh and Prince entstanden sind.

Obgleich die Fäden parallel mit einander entstehen, erstrecken sich die einzelnen Stücke zunächst nicht über die ganze Breite der Flosse, sondern liegen unregelmässig zerstreut zwischen der Basis und dem äusseren Rande der Flosse (Fig. 6).

Die ersten Entwicklungsstadien kann man am besten an einem und demselben Präparat mit einander vergleichen, da, wie schon oben hervorgehoben wurde, die Fäden in den Flossenanlagen in der Entwicklung denen, welche in den zwischenliegenden Theilen des Saumes liegen, etwas voraus sind. Ihre Ausbildung von den jüngeren Stadien zu deutlichen Fäden erfolgt in umgekehrtem Verhältniss zur Entfernung von der bleibenden Flossenanlage.

In diesem Entwicklungsstadium und auch noch einige Zeit nachher sind die Hornfäden noch nicht völlig gerade, sondern sind in verschiedenem Grade gekrümmt. Diese Erscheinung ist aller Wahrscheinlichkeit nach nicht durch den Härtungsprocess herbeigeführt, da sie sich in mehr oder weniger ausgeprägter Weise an allen Präparaten zeigt. Sie ist aus der Thatsache zu erklären, dass die ursprünglichen Zellfortsätze auch nicht völlig gerade sind.

Ausser den nach den obigen Methoden dargestellten Präparaten wurden auch Exemplare untersucht, die mit Sublimatessigsäure getödtet waren. Bei Anwendung von Hämatoxylin konnten weder die Körnchen noch die jüngeren Entwicklungsstadien der eigentlichen Fäden beobachtet werden, da die Epidermis in diesem Fall durch ihre stärkere Färbung sie verdeckt. Da diese Fäden öfters mit elastischem Gewebe verglichen werden, so versuchten wir auch die Einwirkung des Orcein, welches bekanntlich ein charakteristisches Färbemittel für elastische Fasern ist. Die Objekte wurden während 24 Stunden sehr gründlich in der Orceinlösung gefärbt und dann mit starkem Alkohol, der mit Salzsäure angesäuert war, ausgewaschen. Das Ergebniss war, dass die Fäden gefärbt erschienen und in ihnen die Körnchen sich noch durch dunklere Färbung hervorhoben, obgleich keine so deutlichen und charakteristischen Bilder wie bei elastischem Gewebe selbst erhalten werden konnten.

Die Fäden wachsen sehr schnell in Länge und Breite, und nach Messungen, die an älteren Embryonen und an erwachsenen Fischen gemacht wurden, ist die Zunahme in Länge und Dicke proportional.

Die Schnelligkeit des Wachsthums ist in allen Theilen ziemlich constant für jeden Faden, so dass nur geringe Unterschiede in der Grösse vorhanden sind. Wenn die Fäden sich einmal entwickelt haben, kann die Entstehung neuer nicht mehr beobachtet werden, so dass also alle gleichen Alters sind.

Das Wachsthum in der Längsrichtung rührt davon her, dass an beiden Enden neue Körnchen hinzukommen, welche sich immer mehr mit den ursprünglichen Fäden dadurch fest verbinden, dass die protoplasmatischen Fortsätze sich in hornige Grundsubstanz umwandeln. Das Wachsthum der Dicke nach ist wahrscheinlich einer Ablagerung von Grundsubstanz concentrisch um die ursprünglichen Fäden zuzuschreiben, obgleich Schnitte, die nach verschiedenen Methoden ausgeführt wurden, keine lamellenartige Struktur zeigen, die immerhin von Gegenbaur (5) und Hubrecht (9) bei den Selachiern beschrieben worden ist. Doch ist die andere Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie von innen nach aussen wachsen, was Kölliker (18) auch für das gelbe elastische Gewebe für möglich hält. Wenigstens macht eine sehr auffallende und eigenthümliche Thatsache diese Auffas-

sung wahrscheinlich. Gleichzeitig nämlich und proportional mit den Fäden wachsen die Körnchen bis zu einer gewissen Grösse, bis sie zuletzt als solche verschwinden, scheinbar sich in der Grundsubstanz auflösend. In Fäden von bedeutender Länge finden sich Körnchen, die der Grösse nach abgestuft sind. Von beiden Enden anfangend, enthalten die Fäden Körnchen von der Grösse der ursprünglichen, um bis zur Mitte der Fäden zu Grössen allmählich anzuschwellen, welche die anderen manchmal um ein vielfaches übertreffen (Fig. 5).

Indessen ist es gut möglich, dass dieses ganze Wachsthum einfach von einer Schwellung oder Erweichung der Masse herkommt die sie zusammensetzt, und dass ein aktives Wachsthum gar nicht Statt hat.

Die weitere Entwicklung dieser Fäden hält gleichen Schritt mit der Ausbildung gewisser auffallender Mesenchymzellen, deren Bedeutung zuerst von Ryder (12) vermuthet wurde, der ihnen auch den Namen „Pterygoblasten" gegeben hat; Ryder beschreibt diese Zellen beim Gadus in einer seiner Abhandlungen, welche leider nicht zu meiner Verfügung steht, und die mir nur aus einem Referat bekannt geworden ist. Diese Zellen können von den gewöhnlichen Mesenchymzellen unterschieden werden, da sie sich fast ohne Uebergänge in feine Fortsätze verzweigen, welch letztere fast jedesmal in Verhältniss zum Kern eine periphere Lage haben. Die fast typische Form ist die, dass der Zellkörper fast compakt und an seiner medialen, d. h. der Basis der Flosse zugewandten Grenze abgerundet ist, während am lateralen Ende ein oder mehrere lange Fortsätze ausgehen, welche an der Seite kurze aber sehr feine Zweige abgehen. Sie erinnern sehr auffallend an Odontoblasten.

Wir können keine bestimmte und ganz genaue Grenze zwischen diesen Zellen und gewöhnlichen Mesenchymzellen ziehen, sondern können nur sagen, dass die Formen allmählich in einander übergehen. Sie erreichen ihre höchst ausgebildete Form nicht in den zwischenliegenden Theilen des Flossensaumes, auch finden sie sich hier nicht in so grosser Zahl, wie in den Anlagen der Flossen selbst, an deren Aussenrande sie sehr charakteristisch erscheinen, indem sie seine äusserste Zellenreihe bilden (Fig. 8).

Die nahe Verbindung zwischen diesen Zellen und dem Wachsthum der Hornfäden kann aus guten Gründen angenommen

werden, denn sie treten an den Flossen genau um die Zeit auf, wo die Hornfäden ihr Wachsthum beginnen und in den übrigen Theilen des Flossensaumes erscheinen sie ein wenig später, genau wie die Hornfäden selbst. Wo die Hornfäden ihre grösste Entwicklung erlangen, da finden sich auch die Zellen in reichlichster Masse, und wo die Hornfäden keine volle Entwicklung erlangen und nicht so schnell wachsen, sind die Zellen weniger ausgeprägt und nicht in so grosser Zahl vorhanden. Mit dem Untergang des unpaaren Flossensaumes zwischen den bleibenden unpaaren Flossen verschwinden die Hornfäden natürlich, obwohl die genaue Art ihres Verfalls noch nicht beobachtet ist.

Mit ihrem Hineinwachsen in die Flossen verlängern sich die Fortsätze der Pterygoblasten sehr stark und werden sehr dünn; sie wickeln sich sehr fest um die Hornfäden, welche oft gänzlich von ihnen eingeschlossen erscheinen. Diese Verbindung ist eine sehr innige und in Macerationspräparaten erscheinen die beiden Theile, Hornfäden und Pterygoblasten, noch in so innigem Zusammenhang, dass der Glaube, der Faden sei eine Umbildung der Zelle selbst, fast aufgedrängt wird (Fig. 9a, b u. c). In einzelnen Fällen indessen gehören zu einem einzigen Faden mehrere Kerne und vielfach hat eine Zelle Fortsätze, die an zwei oder mehreren Fäden kleben. Es kann hier bemerkt werden, dass Isolationspräparate in jungen Stadien nicht mit Erfolg gemacht werden konnten, ein Umstand, der von der Zähigkeit der Epidermis im Verhältniss zu den sehr viel feineren Mesenchymfortsätzen herrührt. Nur das eine zeigten diese Präparate in späteren Stadien mit voller Deutlichkeit, dass ein inniger Zusammenhang zwischen den Hornfäden und den Pterygoblasten besteht, wenn gleich frühere Stadien lehren, dass dasselbe nur ein sekundärer ist. Immerhin sind die Pterygoblasten für das Wachsthum der Hornfäden von beträchtlicher Wichtigkeit insofern, als sie wahrscheinlich hauptsächlich die Masse absondern, durch welche die Fäden an Dicke zunehmen.

Was nun ihr Längewachsthum in ganz alten Embryonen angeht, wo die Fäden die Hälfte der Länge erreicht haben, die sie im erwachsenen Zustande aufweisen, so geht dies in derselben Weise vor sich, wie in früheren Stadien, durch die Zufügung von den eigenthümlichen Mesenchymkörnchen an den beiden Enden. Während solche späte Stadien in den obenbeschriebenen

Spaltpräparaten nicht hinreichend studirt werden können, da die Gegenwart von so viel Mesenchymgewebe und den dauernden Flossenstrahlen hinderlich ist, ist an Längsschnitten, die die Fäden zufällig in ihrer Längsaxe getroffen haben, die Körnchenstruktur zu sehen. Die Körnchen nehmen von den beiden Enden her an Grösse zu, an Deutlichkeit aber ab, bis sie schliesslich in der Mitte der Fäden von der übrigen Substanz der Fäden nicht mehr zu unterscheiden sind.

Die Verschmelzung von zwei oder mehr Fäden kann eintreten und thut es thatsächlich sehr oft, aber dieselbe ist nicht die Regel, und ist vom Zufall abhängig. Wenn zwei Fäden zufällig nahe bei einander liegen, so verschmelzen sie mit einander und bilden so einen neuen Faden von grösserem Durchmesser (Fig. 18x). Oft verschmelzen sie nur auf eine kleinere oder grössere Strecke ihrer Länge, dann haben wir eine verzweigte Form, wie sie schon von früheren Forschern beschrieben ist. In ganz jungen Stadien finden sich Fälle, wo zwei Fäden an ihren Enden zusammen wuchsen (Fig. 5y). Diese Fälle scheinen nicht häufig zu sein, sind aber angesichts ihres früheren Ursprungs leicht zu erklären und es muss besonders betont werden, dass sie nicht häufig vorkommen.

Ausser diesen geraden und meistentheils einfachen Hornfäden finden sich in Flossen von Embryonen gewisser Entwicklungsstadien andere Gebilde, welche in ihren optischen und Farben-Verhältnissen den Hornfäden sehr gleichen. Sie liegen in mehr oder weniger unregelmässigen Massen zusammen und sind oft verzweigt, und oft haben sie eine rosettenartige Form. Die grössten von ihnen sind fast so dick wie die Hornfäden desselben Stadiums, auch spitzen sie sich an den Enden zu (Fig. 10). Ungleich den anderen Fäden liegen sie in dem mittleren Lager der Flosse. In älteren Embryonen konnten sie nicht gesehen werden, weder in lebenden Thieren noch in Schnitten; sie waren wahrscheinlich verschwunden. Welche Funktion sie haben und wie sie sich entwickeln ist noch nicht beobachtet worden.

Die Beziehung der Hornfäden zu den Flossenstrahlen und das Vorkommen der Hornfäden bei erwachsenen Teleostiern soll nachher erklärt werden, wenn die Entwicklung der peripheren Flossenstrahlen beschrieben wird.

Die Entwicklung der Flossenstrahlen.

Wegen der Dicke des Mesenchyms und der innigen Verbindung dieses Gewebes mit den Strahlen konnte die Untersuchung ihrer Entwicklung noch nicht ausreichend weit geführt werden, weder waren Spaltpräparate noch Isolationspräparate von irgend welchem Werth. Somit war die Methode der Serienschnitte die einzige verwendbare, welche sich auch als vollständig ausreichend erwies und positive Resultate ergab. Die am meisten geeignete Methode war, wie auch für die Untersuchung der Hornfäden, die Abtödtung der Objekte in Flemming'scher Lösung mit nachfolgender Härtung in Alkohol und Färbung auf dem Objektträger in verdünntem Delafield'schem Hämatoxylin. Daneben gaben aber auch Goldchloridpräparate eine Bestätigung des mit Hämatoxylin-Färbung nach der ersten Methode Gefundenen. Die Schnitte der mit Flemming'scher Lösung behandelten Flossen geben sehr scharfe und klare Bilder, sowohl von den Hornfäden als auch von den dauernden Flossenstrahlen, welche auf dem hellblauen Hintergrunde, der von der Zelle selbst gebildet wird, als bestimmte braune Flächen sich abheben.

Da die Strahlen an allen Flossen sich entwickeln und zwar bei den paarigen und unpaaren in gleicher Weise, so wurden die letzteren fast ausschliesslich benutzt. Sie geben die besten symmetrischen Bilder; ausserdem ist an ihnen die Orientirung für die Anfertigung der Schnitte am ehesten möglich. Serienschnitte wurden nach allen drei Dimensionen gemacht. Die Quer- und Frontalschnitte sind für unsere Zwecke am vortheilhaftesten.

Die Strahlen entstehen paarweise und obgleich sie aus dem Mesoblast stammen, liegen sie unmittelbar unter dem Epidermis. Sie zeigen später deutliche Knochenstruktur und bekommen Gelenkverbindung mit den unpaaren Knorpelstrahlen. Die ersten Spuren von ihnen können an Situspräparaten als dunkel gefärbte Streifen gesehen werden, welche, wie später folgt, von einer Verdickung des Mesenchyms herrühren. Sie sind parallel bei den Rücken- und Bauchflossen; bei den Schwanz und paarigen Flossen gehen sie fächerförmig auseinander, gerade wie bei den erwachsenen Fischen. Die Reihenfolge ihres Auftretens entspricht

genau der der Hornfäden. Sie zeigen sich also zuerst in der Brust-, dann in der Schwanz-, Rücken-, After- und Bauchflosse. In der Schwanzflosse wurden die ersten ungefähr am siebzigsten Tage nach der Befruchtung oder zehn Tage vor dem Ausschlüpfen gesehen. Um diese Zeit hat der Fisch eine Länge von ungefähr 15 mm. Alle Strahlen der Rücken- bezw. Bauchflosse treten gleichzeitig auf, während sie wie bekannt, in der Gegend, die der Mitte der späteren Schwanzflosse entspricht, zuerst erscheinen.

Bevor wir weiter gehen, dürfte es am Platze sein, einen Schnitt durch eine Flosse in diesem Stadium zu beschreiben. Nehmen wir hierzu einen Querschnitt durch die Schwanzflosse, welche in transversaler Richtung die später auftretenden Flossenstrahlen treffen würde. An jeder Seite befindet sich Epidermis, welche aus drei oder vier Lagen von grossen, aber ein wenig platten Zellen mit grossen Kernen zusammengesetzt ist. Zwischen den äusseren Zellschichten zerstreut, liegen zahlreiche Becherzellen. Dann kommt eine homogene Basalmembran und unmittelbar unter dieser liegt das Mesenchym, welches schon eine feste Haut geworden ist, die aus mehr oder weniger unregelmässigen Reihen von festen Zellen mit grossen Kernen und Kernkörperchen besteht. Gegen die Mitte der Flosse wird das Gewebe ein lockeres Netzwerk mit zerstreut angeordneten Kernen in den compakteren Protoplasmamassen, wie man es gewöhnlich im undifferenzirten Mesenchym sieht. Fast von den Mesenchymzellen umgeben, aber unmittelbar an der innern Seite der Basalmembran liegen die im Schnitte quergetroffenen Hornfäden (Fig. 13).

Die Stellen, an welchen die Flossenstrahlen erscheinen sollen, können nach Schnitten, die von einem etwas späteren Stadium gewonnen sind, leicht bestimmt werden. An diesen Stellen nämlich sind die Hornfäden, welche vorher nahe an der Epidermis lagen, mehr oder weniger tief in das Mesenchym eingebettet, während sie an allen anderen Stellen noch ihre ursprüngliche Lage dicht unter der Basalmembran und hart an der unteren Epidermisschicht behalten haben.

Die Zellen, welche zwischen die Hornfäden und die Epidermis resp. der Basalmembran eindringen und welche, wie es bald gezeigt werden wird, diejenigen sind, welche die Strahlen bilden, nehmen beträchtlich an Grösse zu, vervielfältigen sich

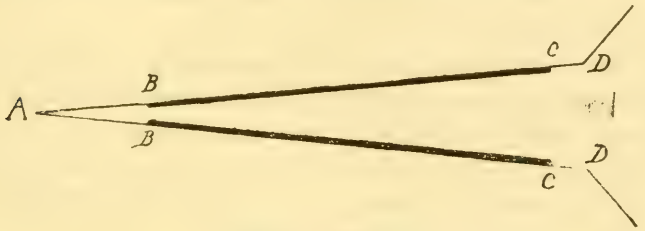
wie das andere Mesenchymgewebe durch Karyokinese und schieben sich stufenweise nach dem Flossenrande zu, indem sie die Hornfäden mehr und mehr zum grössten Theil von ihrer Stelle drängen. Da diese Zellen später zum Periost werden und da sie ihrer Function nach mit der Bildung des Flossenstrahlengewebes verbunden sind, können sie von nun an „Osteoblasten" genannt werden.

Die ersten Spuren der Flossenstrahlen entstehen als sehr feine, schwarze, das Licht stark brechende Körnchen, welche in Querschnitten in einer einzigen Reihe innerhalb des Protoplasmas der Osteoblasten angeordnet gefunden werden. Sie liegen ganz nahe an der Peripherie ihrer Mutterzellen und somit auch nahe an der Grundmembran der Epidermis (Fig. 14). Diese Körnchen sind von derselben Grösse und färben sich auf dieselbe Weise wie diejenigen, welche die Hornfäden bilden. Goldchloridpräparate geben kein so klares Bild, weil sich das Protoplasma der Osteoblasten eben so scharf und deutlich wie die Körnchen färbt.

Die Körnchen nehmen im Lauf der Entwicklung an Grösse zu und in derselben Zeit geht in dem Protoplasma zwischen ihnen und in dem sehr dünnen Lager von Protoplasma an ihrer der Epidermis zugewandten Aussenseite, eine Degeneration oder Transformation vor, wobei sich eine homogene Grundsubstanz bildet, in welcher die Körnchen noch liegen. Bei diesem Stadium findet sich das Lager getrennt von den Osteoblastzellen an einer Seite (Fig. 27), und zwar nur auf derjenigen, welche dem Messer bei der Anfertigung des Schnittes entgegengesetzt war, während an der zuerst vom Messer getroffenen Seite die Zellen und die Strahlen noch in Zusammenhang stehen. Dies beweist, dass, obwohl in Wahrheit noch eine Verbindung besteht, diese doch zu schwach geworden ist, als dass sie selbst einem sehr scharfen Messer Widerstand genug entgegensetzen könnte. In den ersten Stadien waren die ersten Spuren der Strahlen immer an beiden Seiten in Zusammenhang mit den Zellen.

Nach der vorausgehenden Auseinandersetzung ist nicht anzunehmen, dass die Strahlen auf einmal in ihrer ganzen Länge angelegt werden. Ihre Bildung beginnt in der That zu einer Zeit, wenn die Flossen noch sehr klein sind. Der älteste Theil der Strahlen liegt im basalen Theile der Flosse. Die Entfernung

zwischen den Spitzen der Strahlen und dem Rande der Flossen und ebenso zwischen dem Fuss der Strahlen und der Basis der Flossen bleibt während des Wachsthums des Embryo ungefähr dieselbe. Da wir nun weiter gezeigt haben, dass die Bildung der Körnchen am distalen Ende der Strahlen stattfindet, d. h. dass die Zellen an dieser Stelle neues Material anbilden, so scheint es, dass an dieser Stelle das Wachsthum der Flosse im allgemeinen stattfindet. In der beigegebenen Skizze



A Rand der Flosse
B Spitze des Strahles
C Basis des Strahles
D Basis der Flosse.

ist AB und CD constant. BC wächst an dem bei B gelegenen Ende, wo beständig neue Körnchen abgelagert werden. Beginnt das knorplige Skelet sich zu vergrössern, so wächst natürlich auch die Strecke CD.

Diese Auffassung scheint sich im Gegensatz zu der von Lereboullet (6) zu befinden. Die Arbeit Lereboullet's kenne ich nur aus einem Citat von Mc. Intosh and Prince (19), da das Original mir nicht zugänglich war. Diese Autoren führen an „While the membrane (Flossensaum) still remains thin and translucent, ray-like thickenings are frequent, apparently aggregations of a horny or chitinous nature, usually regarded as epiblastic thickenings which develop as Lereboullet observed, centripetally and grow towards the trunk. He describes them as transparent strips distant from but directed towards the body and appearing simultaneously in the three parts which subsequently form the three vertical fins in Leuciscus erythrophthalmus. These rays Lereboullet describes as formed by a condensation of plastic material without any grouping of cells; * * * In reality, however the early rays are merely dermal thickenings and appear at first as narrow granular tracts indefinite in outline and therefore unconnected with the axial skeleton below." Wie

Mc. Intosh and Prince zu dem Schluss gelangten, die Strahlen wüchsen centripetal, ist schwer verständlich, nachdem wir zeigen konnten, dass die Bildungszellen an der Peripherie der Flosse liegen, wenn diese zu wachsen beginnt. Die „narrow granular tracts" von Mc. Intosh and Prince dürfen nicht mit den oben beschriebenen Körnchen verwechselt werden, da meine Vorgänger nur mit schwacher Vergrösserung gearbeitet haben und wahrscheinlich nichts anderes sahen, als die Kerne der jungen Osteoblasten, die in der Richtung der entstehenden Strahlen stärker angehäuft sind.

Die Osteoblastzellen können eine geraume Strecke vor den ersten Spuren der zugehörigen Strahlen bemerkt, und von dem übrigen Mesenchym durch ihre grössere Gestalt und die Beschaffenheit ihres Kernes unterschieden werden. Sie färben sich tiefer blau in Flemming's Hämatoxylin und in Goldchloridpräparaten viel rother als die gewöhnlichen Zellen.

Aus diesen Thatsachen können wir sehen, dass eine Serie von Schnitten eines ziemlich ausgewachsenen Embryos alle möglichen Stadien in der Entwicklung dieser Strahlen zeigt von den ältesten an der Basis bis zu dem Punkte der Flossenperipherie, wo die Körnchen gerade abgelagert werden. Es wird angebracht sein, die weitere Entwicklung der Strahlen zu beschreiben, indem wir die Struktur in einer Schnittserie nach der Basis zu verfolgen. Wenn wir also von dem oben beschriebenen Stadium weiter und näher auf die Basis zu fortschreiten, werden die Querschnitte dieser Strahlen bald bestimmter in ihrer Form; wir sehen noch, dass sie aus Körnchen zusammengesetzt sind, die in einer heller gefärbten Grundsubstanz eingebettet sind. Dazu sind die Körnchen noch beträchtlich an Grösse gewachsen und verlieren mehr und mehr ihre bestimmte Gestalt, um endlich ganz zu verschwinden. In den äussersten Schnitten sind die Strahlen am breitesten, aber dünn; sie nehmen nach den Seiten stufenweise an Durchmesser ab (Fig. 17 u. 26). Wenn wir uns weiter ihrer Basis nähern, werden die Strahlen schmäler aber viel dicker, so dass sie ungefähr die Form eines flachen Rechtecks haben. Oft ist die nach dem Mesenchym zugewandte Fläche nicht vollkommen glatt, besonders dort, wo die Substanz der Strahlen zwischen zwei Zellen wie eingekeilt erscheint (Fig. 18). Die auf dieser Fläche befindlichen Vorsprünge sind oft in Verbindung mit eigenthümlichen, dent-

lichen, gewöhnlich unverästelten Bindegewebsfasern, welche senkrecht die Flosse durchqueren. Dieselben Fasern verbinden auch die Basalmembranen auf beiden Seiten an den Stellen zwischen den Flossenstrahlen und sind in älteren Thieren nicht so deutlich. Es ist möglich und sogar sehr wahrscheinlich, dass diese Fasern mit den Sharpey'schen identisch sind, die wie bekannt, in den verknöchernden Strahlen gefunden werden, obgleich wir dies nicht mit Sicherheit behaupten können.

Wenn wir noch weiter zur Basis vorschreiten, finden wir die Strahlen vollkommen von Mesenchym umgeben und dazu viel rauher geworden als früher (Fig. 24 u. 25).

Längsschnitte durch eine Flosse, d. h. Schnitte parallel zur Richtung der Strahlen sind sehr lehrreich, indem sie zeigen, dass die Osteoblasten mit dem Alter ihre Form verändern. In den distalen Enden der Strahlen, wo die Körnchenbildung statt hat, sind sie noch rund (Fig. 14 u. 23), während sie basalwärts eine plattere Form und längliche Gestalt bekommen (Fig. 20). Solche Schnitte sind auch nützlich, weil sie beweisen, dass die als Körnchen beschriebenen Bildungen nicht Querschnitte von Längsfasern sind, denn sie erscheinen hier wie in den Hornfäden, d. h. die kleinsten Körnchen befinden sich an dem Ende. Sie zeigen dasselbe Wachsthum in der Grösse und ein gleichzeitiges Abnehmen ihrer Deutlichkeit des Umrisses, je weiter wir in älteren Theilen rückwärts gehen (Fig. 23).

Nach der Musterung einer solchen Serie von Querschnitten und dem Vergleich mit Schnitten durch ein sehr junges Stadium, wo die Strahlen aus sehr dünnen körnigen Platten bestehen, mögen die folgenden Erklärungen über die Art des Ursprungs und Wachsthums gegeben werden.

a) Es sondern sich vom Mesenchym gewisse Zellen, in welchen nahe an der der Epidermis zugewandten Fläche schmale Körnchen erscheinen. Das Protoplasmalager, worin die Körnchen auftreten, bildet sich in eine cuticulaähnliche Masse um und sondert sich schliesslich von den Mutterzellen, den Osteoblasten, indem es die Körnchen wie in einer Grundsubstanz eingebettet trägt.

b) Das Wachsthum der Strahlen ist theils interstitiell, theils wird, und zwar an der Peripherie der Flosse neues Material in Körnchen angelagert. Die Osteoblasten älterer Strahlen sind

nämlich an der Basis stark verlängert im Vergleich mit den Osteoblasten jüngerer Strahlen. An der Peripherie der Flosse dagegen sind die den Strahlen anliegenden Zellen rund und fahren fort, wie die an der Basis gelegenen es auch anfänglich gethan hatten, die Strahlensubstanz durch Ausscheidung von Körnchen und neuer Grundsubstanz zu verlängern. Die formative Thätigkeit der Osteoblasten schreitet somit von der Basis des entstehenden Strahles nach der Peripherie vor, indem hier dem schon gebildeten Theile des Strahles immer neues Material angelagert wird.

c) Die Zellen, welche in Zusammenhang mit den mehr proximalen Theilen der Strahlen liegen, sondern weiter eine homogene Grundsubstanz ab, wodurch die Dicke der Strahlen einen Zuwachs erhält.

d) Endlich, genau wie die Hornfäden durch Mesenchymzellen aus ihrer ursprünglichen Lage von der Epidermis entfernt werden, werden auch die Strahlen selbst durch andere Mesenchymzellen in die Tiefe der Flosse und von der Epidermis abgedrängt.

Die Rauhigkeit der Oberfläche der Strahlen nahe ihrer Basis verdankt wahrscheinlich dem Umstand ihren Ursprung, dass dieser Theil von dem Mesenchym zu einer Zeit umgeben wird, wo derselbe noch verhältnissmässig dünn und modellirungsfähig ist. Da hier keine feste platte Oberfläche vorliegt wie diejenige der Epidermis, an welcher sie liegen, so werden sie mehr oder weniger ihre Form durch den Druck der andringenden Mesenchymzellen verlieren können.

Ryder (13) vertritt die Ansicht, dass die Strahlen durch eine Vereinigung der Hornfäden entstehen sollen, welche von einer homogenen Grundsubstanz umgeben werden. Er sagt weiter: „This concrescence of fibrils is found to occur in all of the fins of all the Lyrifera. A fin ray of the lowest of the Lyrifera may be formed of only two primitive fibrils to as many as twelve or even more, so that in the highest types the greatest number of primitive fibrils or embryonic rays enter into the formation of a permanent ray, so that the rays of the highest and lowest forms only differ in being respectively more or less complex in this regard.“

Diese Resultate einer über mehrere Species sich erstreckenden Untersuchung würden wir nicht zu widerlegen versuchen, da

wir nur nach einer einzigen Species urtheilen können, wenn wir nicht ähnliche Bilder wie Ryder gesehen hätten, die von unserem gemeinschaftlich untersuchten Objekt, dem Lachs herstammen. Unsere Erklärung für diese Beobachtungen ist eine andere, als sie von Ryder gegeben wurde. Wenn die Osteoblasten zuerst ihr Wachsthum zwischen den Hornfäden und der Epidermis an den Stellen, wo die Strahlen gebildet werden, beginnen, so behalten einige Hornfäden, obwohl die meisten aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt werden, ihren Platz mehr oder weniger in der Nähe der Epidermis bei. Wenn nun die Osteoblasten die Abscheidung der Strahlensubstanz beginnen, so werden diese besonderen nahe der Epidermis zurückgebliebenen Fäden, da sie im Wege liegen, mehr oder weniger von der Strahlensubstanz umgeben (Fig. 12). Oft werden sie zwischen der Basalmembran und den Strahlen angetroffen (y) und oft werden sie vollständig von der Strahlensubstanz umgeben (x). Dieser Vorgang kann in der ganzen Länge der Fäden statthaben, oder mag auf ein Ende beschränkt sein, während das andere frei bleibt.

Dass solch eine Vereinigung ein Spiel des Zufalls ist, ist durch eine Reihe von Thatsachen zu erläutern. So wechselt zum Beispiel die Zahl der in einen Strahl eintretenden Hornfäden sehr und ist in verschiedenen Strahlen derselben Flosse verschieden. In anderen Fällen werden gar keine Hornfäden in der Nähe oder innerhalb der Strahlen beobachtet, obwohl sie in grosser Zahl einwärts vom Strahl und durch die Osteoblasten von diesem in Mesenchym liegen. Solche Präparate stammen keineswegs von alten Embryonen, wo alle Spuren der Hornfäden, die nach Ryder's Ansicht zur Bildung der Strahlen dienten, hätten verwischt sein können. Die Hornfäden fehlten vielmehr in einer Reihe von Fällen, in der nächsten Nähe der Strahlen auch in Präparaten von jungen Thieren, wo andere Strahlen dieselben deutlich in ihrer Substanz zeigten. Ausserdem beschränken sich alle diese Fälle von Vereinigung der Fäden und Strahlen auf die Basis der Flosse. An der Peripherie sind die Fäden längst durch die Wucherung des Mesenchyms von der Epidermis weit abgerückt und in die mittleren Schichten der Flosse hineingedrängt worden, ehe durch die Neubildung von Körnchen seitens der Osteoblasten die Strahlen peripher verlängert werden. Da an

der Peripherie also niemals eine Berührung von Fäden und Strahlen vorkommt, so fehlt auch hier der Grund eines auch nur gelegentlichen Einschlusses von Fäden in Strahlen. Es fehlt aber auch jede Möglichkeit, die Strahlen aus einer Vereinigung von Fäden abzuleiten.

Die Hornfäden in den Flossen erwachsener Teleostier.

Obwohl in jugendlichen Flossen die Vertheilung der Hornfäden vollkommen regelmässig war, so dass im Querschnitte, an beiden Seiten der Flosse je eine continuirliche Reihe sich vorfand, so werden sie mit der Entwicklung des Fisches auf gewisse Theile der Flosse beschränkt, welche direkt unter den Strahlen liegen. Dieser Umstand rührt nicht von der Atrophie der dazwischenliegenden Hornfäden her, sondern von ihrer gruppenweisen Anordnung. Sie sind mit dem Wachsthum der Flosse an der Peripherie zu finden, nachdem sie allmählich von der Basis abgedrängt worden sind. Nur einige wenige bleiben zurück. An Uebersichtspräparaten findet sich demgemäss eine Andeutung dessen, was Lotz (4) beschreibt, dass die Strahlen an ihren Enden in Büschel von feinen Hornfäden sich auflösen. Sorgfältigere Einstellung des Mikroscopes zeigt aber, das die Hornfäden tiefer liegen und dass sie noch an beiden Enden zugespitzt sind. In ausgewachsenen Knochenfischen sind die Verhältnisse genau dieselben wie bei ihren älteren Embryonen. Thatsächlich bleiben diese Fäden, welche bis hierher „Embryonalfäden“ genannt sind, und deren Vorkommen bei den Knochenfischen auf die Fettflossen der Salmoniden beschränkt wurde, ohne Aenderung der Form und ohne Verschmelzung an den Spitzen der Knochenstrahlen aller Flossen erhalten. Es ist daher sehr auffällig, dass nicht nur das Gegentheil behauptet, sondern dass es sogar allgemein als wahr angenommen worden ist. Fig. 11, nach einer Zeichnung von einem erwachsenen Gasterosteus, stellt die Spitze eines typischen Flossenstrahls dar, wie die äussersten Partien des Gewebrandes vollkommen von Hornfäden gestützt sind. Eine grosse Anzahl von Knochenfischen wurden mit Rücksicht auf diese Verhältnisse untersucht und in allen Fällen ohne eine einzige Ausnahme eine ähnliche Anordnung gefunden, während ein die Species charakterisirender Unterschied sich nur in der Grösse und Zahl der Hornfäden eines jeden Strahlendes zeigt.

In allen anderen zur Beobachtung gelangten Fällen waren die Hornfäden zahlreicher als bei Gasterosteus. Bei Salmo salar sind sie sehr zahlreich und zeigen, dass sie gegen ihren Embryonalzustand sich nur wenig an Zahl vermindert haben, was von einer Verschmelzung oder einer Atrophie herrühren kann, wenn letztere überhaupt stattfindet. Die folgenden Fische wurden zum Vergleich herangezogen, Glieder aus den verschiedensten Ordnungen: Acanthopteri, Gasterosteus, Serranus und Acerina; Physostomi, Barbus, Anguilla, Carassius und Salmo; Plectognathi, Ostracion und Balistes; Anacanthini, Lota; Pharyngognathi, Labrus; und Lophobranchii, Hippocampus[1]).

Schnitte, welche bei mehreren der obengenannten Fische gemacht wurden, zeigen, dass die Hornfäden von den Strahlen unabhängig sind und dass sie von den letzteren entfernt, frei im Bindegewebe eingebettet liegen (Fig. 15 x). In einzelnen Fällen waren sie in so fern mit den knöchernen Strahlen verbunden, als sie wie in eine Art Gelenkhöhle derselben hineinpassten (Fig. 15 y). Sie waren aber niemals mit den Strahlen verwachsen. Wahrscheinlich waren diese Fäden von den Osteblasten mitgenommen worden, als die Knochensubstanz sich entwickelte, in der sie nun eingeschlossen wurden wie die Osteoblasten selbst oder wie die elastischen und Bindegewerbsfasern, die man später in den Knochen vorfindet.

Die Gliederung und die Verknöcherung der Strahlen.

Wie Lotz (4) gezeigt hat, sind die Strahlen zunächst einfach, d. h. nicht gegliedert, und erst wenn sie eine bestimmte Länge erlangt haben, beginnen sie in Segmente zu zerfallen. Von diesen Bruchstellen zeigt Ryder (13), dass sie „coincide with those of adjacent rays so that a slightly curved line drawn from the break in a central ray would cut through similar breaks in line with the first in the other rays lying on either side of the former".

Die Einzelheiten dieses Zerfalles sind von keinem der Autoren beschrieben worden. Er findet folgendermaassen statt. An Stellen, wo die Gliederung eines Strahles eintreten will, nehmen

1) In Wiedersheim's vergl. Anat. ist das Vorkommen von Hornfäden in den Flossen der Dipnoër (Ceratodus) angegeben.

die Osteoblasten, welche im allgemeinen an der Innenseite der Strahlen nur aus einem Lager bestehen, sehr schnell an Zahl zu und bilden grosse Zellenhaufen (Fig. 19 u. 21). Diese Verdickungen treten gleichzeitig an gleichen und in der Flosse sich gegenüberliegenden Punkten eines jeden der beiden Strahlen auf und bewirken so nicht nur eine Hervorwölbung der Strahlen nach auswärts, sondern auch der Epidermis selbst. An diesem Punkte tritt der Zerfall ein und kommt wahrscheinlich einfach durch den nach aussen gerichteten Druck der Zellhaufen zu stande. Die Kraft, eine so dünne und spröde Masse zu zerbrechen, braucht nicht gross zu sein. Ein anderer Umstand, der auch von Lotz erwähnt und abgebildet ist, dass nämlich die Bruchlinien sehr ausgezackt sind, weist auch darauf hin, dass dieser Zerfall ein rein mechanischer ist, obwohl natürlich auch ein ätzender Einfluss von Seiten der Zellen an diesen Punkten mit in Betracht kommen kann.

Die Substanz der Strahlen wird später an den Bruchenden verdickt. Wie vorher erwähnt, gehen die Osteoblasten mit dem Wachsthum der Strahlen und im allgemeinen mit dem der Flossen eine grosse Formveränderung ein. Zuerst sind sie dick und rund, dann werden sie allmählich in der Richtung der Strahlen in die Länge gezogen und haben eine spindelförmige Gestalt. Nur an den äusseren Enden werden noch Körnchen gebildet, und dort haben die Zellen noch ihre ursprüngliche Form. Durch diese Metamorphose bilden sie sich zu den Osteoblasten der älteren Stadien aus. Die Zellen in den Zellhäufungen an den Gelenken ziehen sich lang aus und werden schmäler, obwohl sie nach ihrem Aussehen bei Carassius nie das Stadium erreichen wie die Osteoblasten selbst, sondern in vielfacher Hinsicht ihre embryonale Form beibehalten und ein einschichtiges Lager bilden, das sich über die Gelenkhöhle zwischen den beiden Gelenkknochen brückenartig herüberlegt. Innerhalb dieser Gelenkräume selbst sind keine Zellen zu sehen, obwohl der Raum durch eine sehr feine faserige Substanz ausgefüllt erscheint, welche sich ein wenig färbt und longitudinale Fasern führt (Fig. 22).

Der Bau der Knochen variirt bei verschiedenen Fischen mit der Species so sehr, dass eine eingehende Beschreibung dieses Gegenstandes hier unmöglich ist. Beim erwachsenen Lachs findet man im Knochen eingeschlossen Knochenzellen und senk-

recht zu ihrer Richtung Bindegewebsfasern. Die Zellen gleichen den Osteoblasten älterer Embryonen, die durch das Nachrücken anderer Osteoblasten in den Knochen eingeschlossen wurden. Die Verknöcherung ist zweiffellos eine ganz periostale.

Von Interesse in Bezug auf die Gelenke und einer genaueren Verfolgung werth, ist der Umstand, dass, obwohl die sich entsprechenden Strahlen der beiden Seiten einer Flosse symmetrisch angelegt werden und bis zu einem gewissen Punkte auch gleichartig in der Entwicklung vorschreiten, sie dennoch später sich mehr oder weniger abweichend von einander verhalten. Die Gelenkenden liegen nämlich zuerst gleich weit von der Basis entfernt in den zusammengehörigen Strahlen der beiden Seiten einer Flosse. Später alterniren die Gelenke so, dass ein Gelenk der einen Seite nicht mehr mit dem der anderen correspondirt, sondern verschieden weit zwischen zwei Gelenke der anderen Seite hineinfällt (Fig. 16). Bei Salmo salar ist dies nicht so weit vorgeschritten wie bei Carassius; aber es ist ohne Zweifel von beträchtlichem Nutzen für die Beweglichkeit der Flosse, wenn die Gelenke alterniren. Ryder (13) hat den Versuch gemacht, die Segmentirung der Strahlen zu erklären, als ob sie herrührte von "the alternate bending of the soft rays of fishes from one side to the other". Dann spricht er in Bezug auf die Thatsache, dass die Segmente junger Fische verhältnissmässig viel länger als die der alten sind, dass "this would indicate that the active movements of the fins, as the fish grew larger caused the semitubular halves of the rays to fracture at more and more points so as to give rise to the increased number of segments". Diese Erklärung ist unhaltbar angesichts der eben dargelegten Thatsache, dass der Segmentzerfall von der Gegenwart gewisser Zellhaufen herrührt. Natürlich kann erwiedert werden, dass diese Zellansammlungen selbst durch die Hin- und Herschwingungen der Flosse veranlasst seien. Aber die Wahrheit dieser Behauptung ist noch lange nicht erwiesen. Sie ist es ebensowenig wie diejenige vieler anderen Annahmen dieser begeisterten Nachfolger Lamarck's, welche einen direkt mechanischen Einfluss äusserer Bedingungen auf die Entwicklung der Organismen befürworten wollen. Es ist hier nicht der Ort, in eine lange Discussion über diese allgemeinen Fragen einzutreten, aber es kann bemerkt werden, dass sich aus diesem kleinen Um-

stand sehr deutlich die Lehre ergiebt, nach direkten Ursachen für die Entwicklungsprocesse innerhalb der Organismen selbst zu suchen und, dass die ursächlichen Beziehungen zwischen Umgebung und Formveränderung viel verwickelter und schwieriger zu deuten sind, als es auf den ersten Blick den Anschein haben mag.

Zusammenfassung und Schlussbemerkungen.

Die wichtigste Thatsache aus den vorangegangenen Beobachtungen ist, dass diese Skelettheile — die Hornfäden und Flossenstrahlen — keinen intercellulären Ursprung haben, sondern das Ergebniss einer direkten Umbildung von gewissen Zellentheilen darstellen, welche von dem Mesenchym abzuleiten sind. Dazu weist die Histogenese zwischen beiden Arten der Hartgebilde der Teleostierflosse eine in jeder Hinsicht deutliche Parallele auf. In beiden Fällen, sowohl bei den Hornfäden als bei den dauernden Flossenstrahlen, werden Körnchen gebildet, welche zuerst in Zellprotoplasma eingebettet liegen. Dieser Theil der Zellen geht dann eine chemische Umbildung oder Degeneration ein und wird der Kern, um den eine weitere homogene Ablagerung Platz greift. Der Unterschied in der Form beider Gebilde ist offenbar in den umgebenden Bedingungen gelegen, wie sie das Gewebe der Flosse mit sich bringt. Wenn sich die Hornfäden entwickeln, tritt nur ein lockeres und fein verzweigtes Mesenchym auf, und in den letzten Ausläufern der Mesenchymzellen erscheinen Körnchen. Diese Zellfortsätze können sich in einer bestimmten Richtung anordnen und gehen dann ihre Umbildung ein. Wenn aber Strahlen gebildet werden, so liegen die Verhältnisse anders. Das Mesenchymgewebe wird sehr dicht, besteht aus einer bestimmt abgegrenzten Hautlage, die unmittelbar unter der Epithelialbasalmembran liegt. Aber in gewissen Gebieten, welche der Lage der zukünftigen Strahlen entsprechen, haben die Zellen, welche unzweifelhaft Abkömmlinge des ursprünglichen Mesenchyms sind, die Fähigkeit behalten, Körnchen zu bilden, und da sie compact sind und keine Fortsätze haben, werden die Körnchen im Zellkörper selbst gebildet, dann von der Zelle abgeworfen. Das ganze Gebilde nimmt nun durch den Druck gegen die feste, flache Epithelunterlage die Gestalt einer dünnen Platte an.

Hieraus ersehen wir, dass die Hornfäden ontogenetisch und phylogenetisch voraufgehen, dass sie aber nicht zu Strahlen umgebildet werden. Das Auftreten einer neuen Eigenschaft, einer Fähigkeit, neue Formen zu bilden, ist nicht an ein fertiges Gewebe, sondern an eine neue Zellengeneration gebunden. Die Abkömmlinge der Zellen, die die Hornfäden geliefert haben, bilden unter neuen abgeänderten Bedingungen die Flossenstrahlen, so dass man den Vorgang etwa in folgendem Schema andeuten kann:

Ursprüngliches Mesenchym — Pterygoblasten-Hornfäden
Ursprüngliches Mesenchym — Osteoblasten-Flossenstrahlen
Ursprüngliches Mesenchym — andere Mesenchymgewebe.

Die Wichtigkeit dieser Unterscheidung wird bei der Betrachtung der Gebilde deutlich in ihrer Beziehung zur Phylogenie des Flossenskelets. Bei den Selachiern besteht das sekundäre Skelet nur aus Hornfäden, welche sehr stark entwickelt sind, weil ja auch ihre Function eine sehr wichtige ist. In den Embryonen von Teleostiern giebt es ein Entwicklungsstadium, welches zweifellos einem vorangegangenen phylogenetischen Stadium entspricht. Hier sind auch die einzige feste Stütze der Flosse diese Hornfäden und nicht nur der bleibenden Flossen, sondern auch der Flossensäume, die später wieder verschwinden. Wie wir gesehen haben, entwickeln sich die Strahlen durch einen ähnlichen histogenetischen Vorgang wie die Hornfäden, aber unabhängig von dem ursprünglichen Skelet; sie werden eventuell zu Knochengewebe und segmentiren sich. Diese beiden Bildungen, Hornfäden und Strahlen, bestehen in dem weiteren Leben der Knochenfische nebeneinander, obwohl die Strahlen eine viel höhere functionelle Bedeutung erhalten und bei den erwachsenen Fischen die Hornfäden nur eine geringe Rolle als Stützen für die Flossen spielen. Deshalb entspricht der Name „embryonic fibrils", wie die englischen Forscher die Hornfäden nennen, nicht den thatsächlichen Verhältnissen, da die Fäden neben den Strahlen auch bei erwachsenen Knochenfischen gefunden werden.

Krukenberg (14) hat die Hornfäden von Mustelus einer chemischen Analyse unterworfen und dabei gefunden, dass ihre Substanz eine Mittelstellung zwischen Elastin und Collagen einnehme.

Die Histogenese der Hornfäden in ihrer Beziehung zum Binde-

gewebe überhaupt und besonders zu den elastischen Fasern verdient ein besonderes Interesse. Ranvier (17) zeigte, dass die elastischen Fasern durch Zusammenfliessen von Körnchen entstehen, die in der Umgebung der Knorpelzellen gebildet sind. Er leugnet dagegen jeden Zusammenhang zwischen Körnchen und Knorpelzellen. Wie es scheint, hat Ranvier's Ansicht nicht viel Eingang gefunden. Die von ihm beschriebenen Körnchen sind viel grösser als die von uns für die Hornfäden und Flossenstrahlen gefundenen; denn sie konnten sehr gut bei einer 300 bis 500fachen Vergrösserung gesehen werden. Ranvier's Beobachtung gewinnt aber an Bedeutung durch den Umstand, dass die elastischen Platten sich in derselben Weise entwickeln sollen. O. Hertwig (7), dem wir Beobachtungen über die Entwicklung der elastischen Fasern im Ohrknorpel des Menschen und Rindes verdanken, kommt zu dem Schluss: „die räumlichen Verhältnisse der Entstehung derselben stützen nicht die bisher verbreitete Ansicht, dass es sich dabei um eine Umwandlung zuerst gebildeter homogener Knorpel-Grundsubstanz handle, sondern sprechen dafür, dass das Protoplasma der Zellen die elastische Substanz gleich als das fertig bilde, als was wir sie auch später finden."

Da er nun für seine Untersuchungen keine ganz jungen Embryonen zur Verfügung hatte, so ist es möglich, dass ihm die ersten Entwicklungsstadien des elastischen Gewebes entgangen sind, zumal die Beschreibung der von ihm untersuchten jüngsten Stadien mit meinen Befunden an älteren Embryonen übereinstimmt. In diesem Gedanken wird man durch die Zeichnungen Hertwig's bestärkt, besonders aber durch die Bilder, welche Kuskow (16) gegeben hat, der freilich die Fasern vom Kern ableitet. Durch alle diese Figuren wird man lebhaft an die Beziehung erinnert, welche in späteren Entwicklungsstadien der Hornfäden in der Fischflosse zwischen den Pterygoblasten und den Fäden selbst besteht. Wir hoffen demnächst auf die ersten Entwicklungsvorgänge auch der elastischen Fasern selbst näher eingehen zu können.

Die vorstehende Untersuchung ist auf Anregung und unter Leitung meines verehrten Lehrers, Herrn Professor Nussbaum, im anatomischen Institut in Bonn ausgeführt worden.

Nächst ihm bin ich Herrn Geheimrath von la Valette St. George, sowie Herrn Prof. Ludwig für die liebenswürdige Versorgung mit Material zu grösstem Dank verpflichtet.

Literaturverzeichniss.

1. Carl Vogt, Embryologie des Salmones, Histoire naturelle des poissons d'eau douce de l'Europe centrale par Agassiz. 1842.
2. Leydig, Lehrbuch der Histologie. 1857. p. 162.
3. Bruch, Vergleichend-osteologische Mittheilungen. I. Ueber die Mittelhand der Fische. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XI. 1862. p. 168.
4. Lotz, Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden, Cyprinoiden, Percoiden und Cataphracten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XIV. 1864. p. 94—95.
5. Gegenbaur, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Zweites Heft. 1865. p. 138—140.
6. Lereboullet, Recherches d'Embryologie comparée sur le Développement du Brochet, de la Perche et de l'Ecrevisse. Mem. Sav. Etrang. Acad. des Sciences. Vol. XVII. 1873.
7. O. Hertwig, Ueber die Entwicklung und den Bau des elastischen Gewebes im Netzknorpel. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IX. 1873. p. 98.
8. — —, Ueber das Hautskelet der Fische. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876. p. 368—369.
9. Hubrecht, Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. 1. Abth. Fische. 1876. p. 33.
10. 'Swirski, Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Dissert. Dorpat 1880. p. 46.
11. von la Valette St. George, Ueber den Bau der Fettflosse. Arch. für mikr. Anatomie. Bd. XVII. 1880. p. 192.
12. Ryder, A contribution to the Embryography of the Osseous Fishes with Special Reference to the Development of the Cod (Gadus Morrhua). Ann. Report U. S. Commissioner of Fish and Fisheries for 1882.
13. — On the Origin of Heterocercy and the Evolution of the Fins and Finrays of Fishes. Ann. Report U. S. Commissioner of Fish and Fisheries for 1884. 1886.
14. Krukenberg, Ueber die chemische Beschaffenheit der sogenann-

ten Hornfäden von Mustelus. Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. VI. 1886.
15. Mayer, Die unpaaren Flossen der Selachier. Ibid. p. 238.
16. Kuskow, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung des elastischen Gewebes im Ligamentum Nuchae und im Netzknorpel. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXX. 1887. p. 32.
17. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Deutsche Uebersetzung von Nicati und von Wyss. 1888. p. 386.
18. Kölliker, Gewebelehre. 1889. p. 118.
19. Mc. Intosh and Prince, On the Development and Life Histoires of the Teleostean Food- and other Fishes. Trans. of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXV. 1890. p. 797.
20. Rabl, Theorie des Mesoderms. Theil II. Morphолog. Jahrbuch. Bd. XIX. 1892.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI, XVII und XVIII.

Die Figuren sind, wenn nicht anders angegeben, nach Präparaten von Salmo salar gezeichnet. Die folgenden Bezeichnungen gelten für alle Figuren.

b = Basalmembran.	h = Hornfäden.
e = Epithel.	p = Pterygoblasten.
f = Flossenstrahl.	o = Osteoblasten.
g = Blutgefäss.	r = Die verzweigten Horngebilde.
m = Mesenchym.	s = Sharpey'sche (?) Fasern.

Tafel XVI.

Fig. 1. Mesenchymzellen und ihre Fortsätze mit Körnchen von dem vor dem After liegenden Theile des Flossensaumes eines 120-tägigen Embryo. x, Fortsätze, die unmittelbar an dem Epithel liegen und die die parallele Anreihung der Körnchen zeigen. y, Tiefer liegende Fortsätze. — Goldchlorid. Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 2. Mesenchymzellen von dem dorsalen Flossensaume eines viel jüngeren Embryo. Die Körnchen liegen ganz unregelmässig zerstreut. — Flemming'sche Lösung, Delafield's Hamatoxylin. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 3. Mesenchymzellen von demselben Präparat, aber näher zur dorsalen Flossenanlage gelegen. Die Körnchen sind schon in Reihen geordnet.

Fig. 4. Mesenchymzellen von der dorsalen Flossenanlage desselben Präparates. Die Körnchen sind schon von der Grundsubstanz

zusammengekittet und die Gebilde treten jetzt als eigentliche Hornfäden auf.

Fig. 5. Hornfäden von der analen Flossenanlage eines beträchtlich älteren Stadiums als das vorige. Enthält die allmählich in der Dicke abgestuften Körnchen, freie Körnchen und auch einige, die eben an den Enden der Fäden angelagert werden, bei x. Zusammenwachsen von zwei Fäden bei y. — Flemming'sche Lösung, Delafield's Hämatoxylin. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 6. Ein Theil eines gespaltenen ventralen Flossensaumes, um die allgemeinen Verhältnisse der Hornfäden zu zeigen. x, Rand der Flosse. (Epithel schematisch.) — Flemming'sche Lösung, Delafield's Hämatoxylin. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Im. Rohr zu.

Fig. 7. Drei Hornfäden mit körniger Struktur. — Dasselbe Präparat wie Fig. 6. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 8. Hornfäden mit zugehörigen Pterygoblasten, wovon die beiden Lagen des Epithels entfernt worden sind. — In Wasser macerirt nach Fixirung in 0,5 % Osmiumsäure, Hämatoxylin. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 9 a, b und c. Drei isolirte Hornfäden mit anklebenden Kernen und Protoplasma der Pterygoblasten. — Behandlung wie in Fig. 8.

Fig. 10. Die eigenthümlichen Horngebilde im mittleren Mesenchymlager der Flossensäume eines 100tägigen Embryo. — Frisch untersucht. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 11. Spitze eines Flossenstrahles von Gasterosteus aculeatus. x Rand der Flosse. p. c. Pigmentzellen. — Osmiumsäure; Zeiss Oc. 2, c. c.

Tafel XVII und XVIII.

Alle Figuren nach Präparaten gezeichnet, die in Flemming'scher Lösung getödtet und in Hämatoxylin gefärbt wurden.

Fig. 12. Querschnitt durch einen sehr jungen Flossenstrahl unweit von der Basis. — Hornfäden werden in den Strahl eingeschlossen; bei y liegt ein Hornfaden zwischen Basalmembran und Strahl; bei x sind zwei Fäden ganz von Strahlensubstanz umgeben. h, Hornfäden in ihrer gewöhnlichen Lage. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 13. Querschnitt durch eine Schwanzflosse unweit vom Rande. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 14. Querschnitt durch den äusseren Theil einer Schwanzflosse, wo die ersten Spuren der Körnchenabsonderung zu sehen sind. Die Körnchen liegen noch im Zellleib. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 15. Schnitt durch einen Schwanzstrahl vom erwachsenen Lachs. — Hornfäden enden: x, in Mesenchym, y, in einer Höhle im Knochen. — Leitz Oc. 2, VII.

Fig. 16. Längsschnitt durch einen Flossenstrahl von dem Schwanze eines erwachsenen Carassius. Zur Demonstration der alternirenden Gelenke. — Zeiss Oc. 1, A.

Fig. 17. Querschnitt durch die Schwanzflosse eines Embryos gleichen Alters wie in Fig. 14, nur weiter basalwärts. Der Strahl ist hier schon weit entwickelt, aber Spuren von den Körnchen in der Grundsubstanz sind noch zu sehen. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 18. Querschnitt durch denselben Schwanz, noch weiter nach der Basis der Flosse, als in Fig. 17. s, Querlaufende Bindegewebsfasern (Sharpey'sche), die manchmal mit Ausläufern des Strahles in Verbindung stehen und manchmal mit der Basalmembran. x, Zwei halbverschmolzene Hornfäden. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 19. Längsschnitt durch einen Strahl, in dem ein Gelenk eben entstanden ist. za, Zellenanhäufungen, die die Gliederung des Strahles verursacht haben. — Leitz Oc. 0, V.

Fig. 20. Längsschnitt durch ein Gelenk eines älteren Embryo, wo die Osteoblasten schon spindelförmig geworden sind. fas., faseriges Gewebe im Gelenke. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 21. Längsschnitt durch ein Gelenk desselben Embryo wie in Fig. 19. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 22. Längsschnitt durch ein Gelenk aus dem Schwanz eines erwachsenen Carassius. — Dasselbe wie Fig. 16. fas., faseriges Gewebe. br., Brücke der noch embryonal verbleibenden Gelenkzellen. k, Knochenzellen. — Leitz Oc. 2, VII.

Fig. 23. Längsschnitt durch die Spitze eines sich entwickelnden Strahles. — Dasselbe Stadium wie in Figg. 14. 17, 18 u. s. w. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 24. Querschnitt durch den Schwanz desselben Embryo wie in Fig. 14 etc., nur nahe zur Basis des Strahles. Der Strahl ist an seiner äusseren Begrenzung höckerig und schon ganz im Mesenchym eingebettet. — Leitz Oc. 2, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Fig. 25. Querschnitt durch denselben Schwanz nahe der Basis. — Leitz Oc. 0, V.

Fig. 26. Querschnitt durch denselben Schwanz, nicht weit von der Spitze der Strahlen entfernt. — Leitz Oc. 0, V.

Fig. 27. Querschnitt durch dieselbe Flosse wie in Fig. 14, etwas weiter von der Spitze des Strahles entfernt. Die Schicht, worin die Körnchen liegen, ist etwas von den Mutterzellen abgerissen. — Leitz Oc. 4, $^1/_{16}$ Oelimmersion.

Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen.

II. Theil: Ueber die Funktion des Hauptnucleolus und über das Aufsteigen des Keimbläschens.

Von

Dr. **Valentin Häcker,**
Privatdozent und Assistent am zoologischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel XIX und XX.

Die beiden Fragen, welche in dem vorliegenden Aufsatze behandelt werden sollen, stehen anscheinend in keiner engeren Berührung miteinander. Trotzdem sind sie Gegenstand einer einzigen, fortlaufenden Untersuchungsreihe gewesen, und zwar hatte dies seinen Grund darin, dass ich bei Behandlung der Frage nach der Bedeutung des Hauptnucleolus Anfangs durch gewisse Vorkommnisse auf die Vermuthung geführt worden war, dass diesem Gebilde bei der Mechanik der Keimbläschenwanderung eine Rolle zufalle. Ein derartiger Zusammenhang liess sich nun allerdings nicht erweisen, aber immerhin stellte sich heraus, dass die beiden Probleme in diesem und jenem Punkt miteinander verwoben sind.

Den an den Wintereiern der Daphniden angestellten Untersuchungen lag hauptsächlich die ausgedehnte Präparatensammlung von Weismann und Ischikawa zu Grunde, welche mir mein hochverehrter Lehrer in liebenswürdiger Weise zur weiteren Ausnützung überlassen hatte. Ich spreche Herrn Geheimrath Weismann hierfür und für das lebhafte Interesse, mit dem er meine Arbeiten verfolgt hat, meinen wärmsten Dank aus.

Die Untersuchungen am lebenden Seeigel-Ei, mit welchen sich einige Abschnitte zu beschäftigen haben werden, wurden in diesem Frühjahr während eines zweiten Aufenthaltes an der zoologischen Station in Triest unternommen, und ich bin dem Kais. Königl. Ministerium für Cultus und Unterricht und dem Direktor

der Station, Herrn Hofrath Claus, für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes in hohem Maasse zu Dank verpflichtet, ebenso wie ich Herrn Inspektor Dr. Gräffe für seine zuvorkommende Unterstützung bei Beschaffung des Materials auch diesmal wieder verbunden bin.

Einige kleinere Untersuchungen wurden noch an der in bestem Aufschwung begriffenen Station des Berliner Aquariums in Rovigno vorgenommen, wohin ich einer liebenswürdigen Einladung von Herrn Dr. Hermes Folge leistend, zu mehrtägigem Aufenthalt übergesiedelt war. Die von mir untersuchte Seeigel-Art, Echinus (Psammechinus) microtuberculatus, ist an diesem Punkte der istrianischen Küste allerdings viel weniger häufig als in Triest, dagegen zeigte sich bei keinem der vom 8.—10. April untersuchten Exemplare die von O. Hertwig (20) als „Ueberreife" bezeichnete Krankheitserscheinung der Eier, während sich dieselbe in den ersten Apriltagen bei einem erheblichen Procentsatz des Triester Materials vorfand[1]).

1. Die Bedeutung des Hauptnucleolus.

Die Ausscheidung des Hauptnucleolus aus dem Eikern der Echinodermen. Bekanntlich hat die Frage nach dem Schicksal des Hauptnucleolus des Echinodermen-Eies in der Geschichte der Befruchtungslehre schon seit den ersten Anfängen derselben eine wichtige und lange Zeit ihre Entwicklung bestimmende Rolle gespielt. So sagt 1847 einer der ersten Untersucher des Seeigel-Eies, Derbès (8): „Les oeufs, dans cet état d'imperfection, paraissent composés de trois sphères concentriques. Plus tard, la sphère moyenne disparaît tout à fait; il ne reste plus que la plus extérieure qui est la jaune, et la petite intérieure qui est la vésicule germinative. Alors l'oeuf est apte à récevoir efficacement l'action du

1) O. Hertwig führt die Erscheinung auf eine durch den rauhen Nachwinter des Untersuchungsjahres (1887) herbeigeführte unnatürliche Zurückhaltung der Eier in den Ovarien zurück. Es sei hierzu bemerkt, dass in den ersten Monaten dieses Jahres (1893) nicht nur in Triest, sondern an der ganzen istrianischen und dalmatinischen Küste ein ungewöhnlich rauhes und andauerndes Borawetter geherrscht hatte. Es erweist sich also, angesichts meiner diesmaligen Befunde, die O. Hertwig'sche Erklärung als nicht vollkommen ausreichend.

sperme.“ Es ist bezeichnend für den Gang der Forschung, dass dieselbe Auffassung, nach welcher also der befruchtungsfähige Eikern aus dem Keimfleck des unreifen Eies hervorgehe, noch im Jahre 1875 von O. Hertwig vertreten worden ist. Derselbe führt als Gründe für die Identität beider Gebilde die konstante Grösse (13 μ), die bei beiden Elementen in gleicher Weise auftretende intensive Schwärzung durch Osmiumsäure und rubinrothe Tingirung bei Behandlung mit Karminen an (18).

Durch die Untersuchungen von Fol, Selenka und Flemming sind wir inzwischen belehrt worden, dass sich zwischen das Stadium des unreifen Eies und dasjenige Stadium, in welchem im Centrum des Eies der reife Kern als helles Bläschen zu beobachten ist, die Bildung der Richtungskörper einschiebt und dass der reife Kern nicht aus dem Keimfleck (Hauptnucleolus) des unreifen Eikerns hervorgeht, sondern sich aus der chromatischen Substanz desselben unter Neubildung einer Kernmembran aufbaut. Von dem Nucleolus wird angegeben, dass er zugleich mit der Auflösung der Kernmembran verschwindet.

Durch die Befunde am Aequorea-Ei (13) bin ich dazu geführt worden, dem letzterwähnten Vorgang eine grössere Aufmerksamkeit zu schenken. Ich habe das lebende Ei von Echinus microtuberculatus in einer feuchten Kammer oder unter dem Deckglas in Ovarialflüssigkeit oder Leibeshöhlenserum beobachtet und im entscheidenden Moment die bekannte Schneider'sche Essigkarminfärbung angewandt. Ich kam dabei zu dem Ergebniss, dass der Hauptnucleolus während der Auflösung der Keimbläschenwandung zunächst noch in seiner ursprünglichen Grösse erhalten bleibt und sich von dem Kernplasma langsam zu trennen beginnt (Fig. 1 und 2). Bei Echinus war noch zur Zeit der Richtungskörperbildung der „Metanucleolus“, wie ich den ausgeschiedenen Hauptnucleolus bezeichne, in einzelnen Phasen der Essigkarmin- und der nachfolgenden Essigsäure-Behandlung als blasse, schwachgefärbte Kugel von annähernd demselben Lichtbrechungs- und Färbungsvermögen wie die umgebende Dottermasse zu beobachten (Fig. 3). Wie lange derselbe im Echiniden-Ei fortbesteht, liess sich bei dem erwähnten optischen und chemischen Verhalten nicht beobachten, wie denn auch seine Fortexistenz zur Zeit der Richtungskörperbildung nur in einzelnen Fällen mit Sicherheit festzustellen war. Von Wichtigkeit scheint

mir vor Allem die Thatsache zu sein, dass *der Hauptnucleolus zur Zeit der Umbildung der Keimbläschensubstanz ohne bemerkbare Volumverminderung fortbesteht.*

Der Hauptnucleolus ein pulsirendes Organ. Wenn wir die beiden in Fig. 1 und 2 wiedergegebenen Bilder, welche die Auflösung des Keimbläschens von Echinus darstellen, vergleichen, so fällt sofort auf, dass der Hauptnucleolus — oder, wie wir ihn von diesem Moment an nennen können, der *Metanucleolus* — sich in verschiedener Weise darstellt. In der einen Skizze ist er ein anscheinend vollkommen homogenes Gebilde, in der andern beherbergt er in seinem Innern eine grössere, central gelegene Vacuole.

Schon von einer Reihe früherer Forscher, welche sich mit der Reifung speziell des Echinodermen-Eies befasst haben, ist auf diese Verhältnisse eingegangen worden. Van Beneden (4) gibt für Asteracanthion an, dass sich vor dem Zerfall und der Auflösung des Nucleolus die zahlreichen in ihm eingebetteten Vacuolen zu einer einzigen central gelegenen vereinigen. Nach O. Hertwig (19) tritt bei demselben Objekt im Nucleolus, nachdem er durch Schwund der in ihm enthaltenen zahlreichen kleinen Vacuolen für kurze Zeit eine fast vollkommen homogene Beschaffenheit angenommen hatte, in seiner Mitte eine einzige grosse Vacuole auf. Flemming (10) gibt für das Seeigel-Ei nichts derartiges an, sondern bemerkt nur, dass im Nucleolus erst mit dem Absterben Vacuolen in grösserer Menge auftreten, während man im ganz frischen Ovarialei, ohne Zusatz von Seewasser, entweder keine oder nur kleine Vacuolen findet.

Alle diese drei Angaben können mit den thatsächlichen Verhältnissen in Einklang gebracht werden, denn in der That zeigen absterbende Eier, die sich vor Allem durch die Runzelung ihres äusseren Konturs als solche kenntlich machen, häufig eine schaumige Beschaffenheit ihrer Nucleolen; es treten in denselben *pathologische* Vacuolen auf (vgl. Fig. 4). Im Uebrigen aber zeigt der Hauptnucleolus in gesunden, in jeder Hinsicht normal sich verhaltenden Eiern, welche einen scharfen äusseren Kontur und einen gleichförmig durchsichtigen, nicht von Streifen und Faltensystemen durchzogenen Dotter aufweisen, *die ver-*

schiedenste Beschaffenheit: bald erscheint er vollkommen homogen, bald weist er zahlreiche kleine Vacuolen, bald eine einzige grosse centrale und mehrere kleinere peripherische Vacuolen auf, endlich aber kann auch die in der Einzahl vorhandene grosse Vacuole ausgesprochen excentrisch gelegen sein.

Wie man sich an den Eiern frisch dem Meer entnommener Seeigel überzeugen kann, treten alle diese Bilder nebeneinander auf, und, was noch wichtiger ist, man sieht sie ebensowohl in ganz jungen Eizellen, die sich noch im Verband des Ovarialepithels befinden, als bei älteren, zur Grösse der reifen Eier herangewachsenen, als auch im Stadium der Auflösung der Keimbläschenwandung. Schon daraus folgt, dass das Zusammenfliessen der kleinen Vacuolen zu einer grossen (van Beneden), bezw. das Auftauchen einer grossen Vacuole in dem anscheinend homogenen Nucleolus (O. Hertwig), nicht mit der Auflösung des Keimbläschens zusammenhängen kann.

Nachdem die Untersuchung zu diesem Ergebniss geführt hatte, lag es nahe, am lebenden Objekt zu prüfen, ob nicht zwischen den einzelnen Zuständen des Nucleolus eine gewisse Regelmässigkeit bestehe. Wenn man in einer feuchten Kammer eine lebende Eizelle beobachtet, so lange sie die oben gekennzeichneten Merkmale voller Lebensthätigkeit zeigt, so stösst man bald auf ein Verhalten der Vacuolen, in welchem die obigen Widersprüche eine einfache Lösung finden. Wir gewahren einen allmählichen Uebergang aus dem einen extremen Zustand zu dem andern und ebenso eine langsame Rückkehr zu dem ersten, mit einem Worte, es findet eine periodische Vergrösserung und Verkleinerung der Centralvacuole, unter gleichzeitiger Reduktion bezw. Vermehrung der kleinen Rindenvacuolen statt. Der Hauptnucleolus des Echiniden-Keimbläschens ist also ein pulsirendes Organulum, in welchem periodisch eine grosse Hauptvacuole sich durch Zusammenfluss kleinerer Vacuolen bildet, um dann wieder langsam abzunehmen. Die Perioden sind, so viel sich beobachten liess, bei einer und derselben Eizelle gleich, dagegen zeigen sie beim Vergleich verschiedener Eizellen Verschiedenheiten. Altersunterschiede der Eizellen, die Temperatur oder auch die Beschaffenheit des Mediums — es wurde, wie

erwähnt, als indifferente Flüssigkeit die Ovarialflüssigkeit oder das Leibeshöhlenserum benützt — mögen hierbei eine entscheidende Rolle spielen. Was die Dauer der Perioden anbelangt, so wurden solche von vier bis zu solchen von acht Stunden beobachtet.

Eine achtstündige Periode wird durch Fig. 6 dargestellt. Die betreffende Beobachtungsreihe liess sich über acht Stunden durchführen, ohne dass sich im Habitus der Eizelle selbst abnorme Erscheinungen bemerkbar machten. Sie beginnt mit einem Stadium, in welchem die Centralvacuole bereits wieder in der Abnahme begriffen ist und neben derselben, in der Rindenschicht, schon wieder eine Anzahl von Nebenvacuolen auftritt. Einzelne Constellationen der letzteren liessen sich, wie die Figur zeigt, stundenlang weiterverfolgen. Gegen Schluss der Periode treten dann zwei grössere Vacuolen hervor, welche sich später zu einer einzigen Centralvacuole vereinigen. Das letzte Stadium zeigt bereits wieder die Abnahme der letzteren und das Wiederaufleben von peripherischen Rindenvacuolen: dasselbe entspricht also vollkommen demjenigen, von welchem bei dieser Beobachtungsreihe ausgegangen wurde.

Eine kürzere Periode zeigt Fig. 7. Auch hier begann die Beobachtung mit einem Stadium, in welchem die Hauptvacuole bereits in der Abnahme begriffen war. Wenn wir das Stadium (9 h) mit dem Stadium (1 h) als gleichwertig ansehen, so kann demnach hier eine vierstündige Periode festgestellt werden.

Die beiden in Fig. 6 und 7 wiedergegebenen Beobachtungsreihen lassen einen Punkt nicht hervortreten, welcher für das physiologische Verständniss der beschriebenen Vorgänge von Wichtigkeit ist. Bei günstiger Lage des Hauptnucleolus zeigt sich nämlich, dass in demselben die Centralvacuole zur Zeit ihrer grössten Ausdehnung aus ihrer centralen Lage herausrückt und sich über die Dauer der Systole der Peripherie des Nucleolus anlegt (Fig. 5). Die Centralvacuole tritt also in Beziehung zur äussersten Wandschicht des Hauptnucleolus, anscheinend um ihren Inhalt mit dem umgebenden Medium, dem Kernsaft, in Kommunikation zu bringen. Möglicherweise dürfte dies aber nicht vollkommen zutreffen, wofern die Deutung richtig ist, die ich einer andern im Folgenden zu besprechenden Erscheinung geben möchte.

In zahlreichen Fällen bemerkt man gleichfalls zur Zeit der Systole eine einseitige Einbuchtung desjenigen Theiles der Keimbläschenwandung, welchem der Hauptnucleolus anliegt. Dass es sich dabei nicht etwa um einen unnatürlichen Schrumpfungsprocess handelt, geht daraus hervor, dass diese Einbuchtung nach einiger Zeit wieder verschwindet und dass dann die Kernwandung wieder eine regelmässige ellipsoidische Gestalt annimmt[1]). Es gelang mir nicht, ein regelmässiges zeitliches Zusammenfallen der Einschrumpfung der Keimbläschenwandung mit einem bestimmten Stadium der Vacuolen festzustellen, aber in den meisten Fällen war es doch, wie erwähnt, die Systole, mit welcher sich das Maximum der Einschrumpfung zeitlich deckte.

Es liegt nahe, die Systole der Centralvacuole und die einseitige Einschrumpfung der Keimbläschenwandung nicht nur in zeitliche, sondern auch in ursächliche Beziehung zu einander zu setzen und wir werden so vor die Frage gestellt, ob nicht vielleicht die Entleerung des Vacuoleninhalts direkt nach aussen in das extranucleäre Plasma erfolgt. Diese Communikation des Hauptnucleolus mit dem Zellplasma würde dann durch eine Einrichtung bewerkstelligt, welche funktionell mit dem von Balbiani (3) beschriebenen Trichter des Keimbläschens von Geophilus in Parallele zu bringen wäre.

Bedeutung der Nebennucleolen. Bereits im ersten dieser Aufsätze sind wir zu einer festeren Vorstellung über die Funktion der Nucleolen gelangt. Wir gingen dabei von demjenigen Keimbläschentypus aus, welcher keinen Hauptnucleolus, sondern in allen Stadien stets nur Nebennucleolen zeigt (Vertebraten-Typus). Wir sahen in den Nebennucleolen unorganisirte Körper und zwar Stoffwechselprodukte, welche beim Wachsthum und bei der Umlagerung der chromatischen Substanz in Form von Tröpfchen oder Bläschen oder aber auch in wolkenartigen Massen abgeschieden werden. Unsere mikro-

1) Flemming (9, S. 317) beobachtete an den Kernen der „Schleimzellen" des Salamanderepithels intra vitam oft sehr langsame Formänderungen, Uebergänge aus einem schrumpflichen in einen pralleren Zustand und umgekehrt.

chemischen Kenntnisse erwiesen sich allerdings als zu ungenügend, als dass sie Material für die Begründung dieser Auffassung hätten gewähren können. Aber wir vermochten die Ansicht, dass es sich bei den Nebennucleolen um Abspaltungsprodukte des Chromatins und nicht etwa um zuzuführende Nahrungsstoffe handle, hauptsächlich auf die Beobachtung zu stützen, dass bei gewissen Formen, z. B. bei den mehrgebärenden Weibchen von Cyclops strenuus, die Masse der Nucleolen ihren Höhepunkt erreicht, wenn die chromatische Substanz bereits in die Bildung der Vierergruppen eingetreten ist, also zu einer Zeit, wo das Wachsthum der chromatischen Substanz beendet sein muss und wo sie bereits diejenige Organisation angenommen hat, in welcher sie in die Theilung der Reifungsphase eintritt. Die nucleoläre Substanz häuft sich also danach bis zum Moment der Auflösung der Keimbläschenwandung innerhalb des Kernraumes an, um sich dann beim Schwund der Kernwand gleichfalls aufzulösen.

Mit der Auffassung, dass die Nebennucleolen als Abspaltungsprodukte der chromatischen Substanz zu betrachten sind, stimmen, so viel ich sehe, recht gut die Angaben von anderen Forschern, soweit dieselben den Veränderungen dieser Körper während des Keimbläschenstadiums ihr Augenmerk geschenkt haben, überein.

Ich gehe zunächst kurz auf die bezüglichen Beobachtungen von Rückert am Selachierei (25) ein. Während der ersten Entwicklungsperiode — welche sich im grossen Ganzen mit meiner ersten chromatischen Stufe der Wachsthumsphase deckt — erfahren in dem nahe der Eiperipherie gelegenen Keimbläschen von Pristiurus die Nucleolen eine ganz allmähliche, aber in ihrem Endresultat sehr beträchtliche Vermehrung an Zahl und Grösse. Sie konzentriren sich dabei nach und nach an einem bestimmten, meist der Oberfläche des Eies zugewandten Abschnitt des Keimbläschens, wo sie sich schliesslich insgesammt zusammendrängen. Machen wir die Annahme, dass das Selachier-Keimbläschen aus den gleichen Gründen, wie dasjenige des Hühner- und Froscheies, sich in den obersten Punkt des Eies einstellt, so können wir die von Rückert sorgfältig registrirte Beobachtung, dass die Nucleolen einen der Oberfläche des Eies zugewandten Abschnitt des Keim-

bläschens bevorzugen, dahin deuten, dass die Nucleolen gleichfalls, ihrem geringen spezifischen Gewicht folgend, im Kernsaft senkrecht in die Höhe steigen, wie die Gasblasen im Wasser. Dass es aber, wie Rückert gleichfalls mit der seine Arbeit auszeichnenden Vollständigkeit angibt, gerade die grössten Nucleolen sind, welche sich in dieser oberen Partie des Keimbläschens ansammeln, und dass die kleinen theils dem Haufen der grossen von innen anliegen, theils die Schleifenfigur reichlich durchsetzen, findet eine ganz ungezwungene Erklärung eben in meiner Ansicht, dass die kleinen Nucleolen in der chromatischen Figur ihre Entstehung nehmen und, bläschenförmig emporsteigend, zu grösseren Gebilden zusammenfliessen[1]).

Während der in der zweiten Entwicklungsperiode erfolgenden Verkürzung und Verdünnung der Chromosomen erfahren im Selachier-Keimbläschen auch die Nucleolen eine Massenreduktion, die einzelnen Nucleolen verlieren dabei nicht nur stark an Umfang, sondern gegen das Ende der Periode auch an Färbbarkeit, bis sie schliesslich ganz verblassen.

Der ganze Vorgang der Nucleolenbildung stellt sich also im Selachier-Keimbläschen in folgender Weise dar. Die Massenzunahme der Nucleolen fällt in die Zeit, in welcher die chromatische Substanz neben einer beträchtlichen Volumzunahme eine weitgehende Auseinanderlagerung in fadenförmige Körnerreihen erfährt, und in welcher also auf Grund der bedeutenden Oberflächenentwicklung auch die Spaltungsvorgänge zur stärksten Entwicklung kommen. Während dann in der zweiten Entwicklungsperiode das Chromatin wieder eine Verringerung seiner Ausdehnung erfährt und infolge dessen auch die in demselben sich abspielenden Stoffwechselvorgänge eine geringere Intensität erlangen, lösen sich allmählich die Nucleolen älterer Abkunft auf, ohne durch neuen Zuzug wieder vollkommen ersetzt zu werden. Es wird also

---

1) Die Verschmelzung kleinerer Kernkörper zu grösseren Gebilden wurde auch von anderen Autoren, u. A. von Korschelt für das Keimbläschen von Epeira (22), von Brauer für dasjenige von Hydra (5) angenommen.

gegen Schluss der zweiten Entwicklungsperiode ein allmähliches Verschwinden der Nucleolen vor sich gehen[1]).

Prüfen wir nun die oben vertretene Auffassung über die Bedeutung der Nebennucleolen an der Hand der Beobachtungen, welche von Seiten der Botaniker über das Schicksal der Kernkörperchen vor der Kerntheilung und über ihr Wiederaufleben in den Tochterkernen gemacht worden sind. Es liegen hauptsächlich Angaben über das Verhalten dieser Körper in den Zellkernen der Wandbelege des Embryosacks vor. Strasburger (27) hält es für unwahrscheinlich, dass die Nucleolen an der Ernährung der Kernfäden betheiligt sind. Er findet nämlich, dass die die Kerntheilung einleitende Differenzirung der Kernfäden, ihr Aufbau aus Linin- und Chromatinscheiben, unabhängig von dem Umstand vor sich geht, ob die Kernkörperchen bereits gelöst sind oder nicht. Es wäre demnach auch nicht, wie Went (32) für die Wandbelegskerne des Embryosacks von Narcissus angibt, der Wiedereintritt der Tinctionsfähigkeit der Kernfäden eine Folge der Aufnahme von Nucleolarsubstanz, vielmehr ist (z. B. in den Wandbelegen des Embryosacks von Leucojum) die Farbenänderung der Kernfäden eine mit dem Kürzer- und Dickerwerden derselben zusammenhängende Erscheinung, welche auch vor der Auflösung der Kernfäden erfolgen kann. Wir haben also auch bei diesen pflanzlichen Objekten Unterschiede bezüglich des Zeitpunktes der Auflösung der Nucleolen, wie solche z. B. im Keimbläschen des Selachiereies einerseits, in demjenigen von Cyclops strenuus andrerseits auftreten, und der Schluss, zu welchem Strasburger auf Grund

1) Die Ansicht, welche Rückert auf Grund seiner eigenen Befunde ausspricht, ist die, dass es die Stoffwechselvorgänge der Chromosomen sind, zu welchen die Nucleolen in direkter Beziehung stehen, sei es nun, dass sie nothwendige Stoffe an die letzteren abgeben, oder dass sie Stoffe von ihnen aufnehmen, oder endlich, dass beides zugleich der Fall ist. „Namentlich die erste Annahme drängt sich einem auf, wenn man sieht, wie die Chromosomen während ihres Wachsthums und ebenso während der nächstfolgenden Zeit, in der sie aus einem fast achromatischen in den besser gefärbten Zustand übergehen, an ihrer Oberfläche mit kleinsten Nucleolen förmlich besät sind. Später freilich, wenn die Chromosomen merklich an Substanz verlieren, wird man eher geneigt sein, die betreffenden Nucleolen als Träger der Zerfallsprodukte der Chromosomen anzusehen."

dieses Verhaltens gelangt, ist genau der gleiche, welchen wir bereits im ersten dieser Aufsätze im Hinblick auf die Verhältnisse im thierischen Keimbläschen gezogen haben.

Was nun die eigentliche Bedeutung der Nucleolen anbelangt, so kommt Strasburger zu einer Auffassung, deren Allgemeingiltigkeit wir bisher an zoologischen Objekten nicht erweisen können. In den genannten pflanzlichen Objekten lösen sich die Kernkörperchen im Knäuelstadium der zur Theilung sich anschickenden Zellkerne auf, und der Kernsaft wird dadurch tingirbar. Während des Auseinanderweichens der sekundären Fadensegmente werden zunächst diese die Nucleolarsubstanz darstellenden tingirbaren Bestandtheile des Kernsafts mitgenommen, sammeln sich dann aber später wieder in der Aequatorialebene an, um bei der Bildung der Zellscheidewand eine theilweise Verwendung zu finden. Der hierbei nicht verbrauchte Rest taucht dann auf's neue in den Tochterkernanlagen auf und geht hier wieder in die Bildung neuer Kernkörperchen ein.

Wie gesagt, lässt sich bis jetzt keine Thatsache dafür anführen, dass die durch Auflösung der Nucleolen entstehende tingirbare Substanz des Kernsaftes auch in thierischen Zellen beim Aufbau der Zellscheidewand Verwendung findet. Aus meinen eigenen Beobachtungen scheint vielmehr nur so viel hervorzugehen, dass die Nucleolensubstanz ihrer Menge nach in einem direkten Verhältniss zur Dauer des Ruhestadiums steht, nicht aber zur Grösse der bei der Zelltheilung sich entfaltenden organisatorischen Leistung des Kernes — ich erinnere an den Nucleolenreichthum vieler Keimbläschen und den rudimentären Charakter der beiden folgenden Theilungen, verglichen mit den nucleolenarmen Furchungskernen —, und zweitens, dass die Nucleolensubstanz noch während des Bestehens der Kernwandung oder auch erst nach dem Schwund derselben sich auflöst und im Kernsaft und Zellplasma diffundirt. Es wäre zu erwägen, ob wir in dieser Diffusion der nucleolären Substanz während des Ruhestadiums des Kerns und nach Auflösung der Kernmembran vielleicht den besonderen Ausdruck der Bestimmung und Beherrschung der Zelle durch den Kern sehen können in dem Sinne, wie eine solche z. B. von Haberlandt (12) postulirt wird. Wir könnten demnach die Vermuthung aufstellen,

dass die Nucleolarsubstanz ein Enzym darstellt, welches die besonderen Veränderungen und Leistungen der Zellsubstanz auslöst.

Bedeutung des Hauptnucleolus. Bei vielen Formen, z. B. bei den Echinodermen, tritt an Stelle zahlreicher Nebennucleolen ein einziger formbeständiger Hauptnucleolus in vikarirender Weise auf. Es liegt daher nahe, denselben als ein Organulum zu betrachten, welches die bei der Umlagerung des Chromatins sich bildenden Spaltprodukte in sich aufnimmt, umsetzt oder verdichtet, dass also auch der Hauptnucleolus bei den Stoffwechselerscheinungen des Chromatins, und damit des Kerns und der Zelle überhaupt eine bedeutsame Rolle spielt.

Durch die Untersuchungen am Seeigelei sind wir nun zu Ergebnissen gelangt, welche, schon rein äusserlich betrachtet, eine Deutung des Hauptnucleolus in obigem Sinne befürworten. Wir sehen in der Rindenschicht des Hauptnucleolus eine Anzahl von Vacuolen auftreten, die sich langsam vergrössern und ihren Inhalt an die mittlerweile auftretende Centralvacuole abgeben. Bei günstiger Lage des Objektes gewahrt man, dass diese letztere zur Zeit ihrer Systole nicht vollkommen central gelegen ist, sondern dem Rand des Nucleolus excentrisch anliegt. Wir sehen dann die Centralvacuole allmählich ihren Umfang verringern, während sich in der erwähnten Zone die kleinen Rinden- oder Bildungsvacuolen aufs neue zu bilden beginnen.

Es fragt sich nun, welcher Natur die Flüssigkeit ist, die sich in den Rindenvacuolen abscheidet und von hier aus das Vacuolensystem passirt. Neben dem Hauptnucleolus gewahrt man häufig, namentlich in jüngeren Eizellen, noch einzelne kleine kuglige Tropfen. In konservirtem Zustand zeigen dieselben das Bild und die Reaktionen der Nebennucleolen: beispielsweise nehmen sie zur Zeit, wenn dem chromatischen Fadengerüst die Tingirbarkeit vollkommen abgeht, bei Behandlung mit basischen Karminen einen etwas weniger intensiven Farbstoff an, als der Hauptnucleolus. Bei Behandlung mit Säure in Form von essigsaurem Karmin dagegen treten sie nicht hervor. Es sind dies die nämlichen Reaktionen, welche die Nebennucleolen (sowie der als besonders grosser Nebennucleolus aufzufassende „Haupttheil“ des Hauptnucleolus) im Keimbläschen von Cyclas und in dem der Najaden zeigt (11).

Wenn man diese im Echinus-Keimbläschen auftretenden Körperchen in lebendem Zustand verfolgt, so gewahrt man, dass dieselben keine feste Lage haben, sondern dass dann und wann eines derselben in kreiselndem Tanze an der Peripherie des Hauptnucleolus sich herumbewegt, um schliesslich zu verschwinden. Sind diese Körperchen wirklich den Nebennucleolen anderer Keimbläschen homolog — woran wohl kaum zu zweifeln ist —, so wird man zu der Vorstellung geführt, dass die beim Wachsthum und bei der Um- und Auseinanderlagerung der chromatischen Substanz entstehenden Stoffwechselprodukte in Tröpfchen- oder Bläschenform dem Hauptnucleolus zugeführt und von demselben resorbirt werden. Diese bekanntlich aus einer Lösung von Proteinsubstanzen bestehenden „Nebennucleolen" würden demnach die Bausteine liefern, auf welchen das Wachsthum des Hauptnucleolus beruht.

Eben dieses Wachsthum des letzteren, also die Anhäufung von Stoffen in demselben, hat aber zur nothwendigen Voraussetzung, dass die von ihm aufgenommene Flüssigkeit, also die Substanz der Nebennucleolen im Hauptnucleolus eine weitere Spaltung erfährt. Dies geht allein schon aus der Existenz von Vacuolen im Hauptnucleolus hervor. Da nämlich dieselben vom Kernsaft abgeschlossen sind, so kann der Hauptnucleolus als ein osmotisches System betrachtet werden, in welchem die feste Substanz (Rindensubstanz) nach zwei Seiten hin, einerseits mit dem Kernsaft, andrerseits mit den Vacuolen, in diosmirender Verbindung steht. Sobald jedoch ein Körper nach zwei Seiten diosmirt, so ist eine Anhäufung in demselben nur durch das Eingehen einer neuen Verbindung möglich (vgl. Pfeffer, 24, S. 287). Es folgt schon hieraus, dass die aus dem Kernsaft aufgenommene Flüssigkeit in der Nucleolarsubstanz nicht nur eine Verdichtung, sondern auch eine weitere chemische Umsetzung erfahren muss.

Bei dieser in der festen Substanz des Hauptnucleolus vor sich gehenden chemischen Umsetzung würde nach unserer Annahme einerseits die Rindensubstanz desselben, andrerseits die Vacuolenflüssigkeit geliefert, welch letztere periodisch oder einmalig nach aussen abgeschieden wird. Periodisch findet dies im Keimbläschen von Echinus statt; ein einmaliges langsames Anschwellen der Centralvacuole im ganzen Verlauf der Eireife da-

gegen ist bei einzelnen Crustaceen zu beobachten. Ich habe schon in einer früheren Arbeit die betreffenden Verhältnisse für einen Copepoden, Canthocamptus, beschrieben: im Laufe der Eireife wächst unter Mitwirkung der Rindenvacuole die Centralvacuole langsam heran, nimmt allmählich eine excentrische Lage an und entleert sodann kurz vor der Bildung der Richtungskörper ihren Inhalt nach aussen.

Welche Bedeutung für das Leben der Zelle die in das Zellplasma diffundirende Vacuolenflüssigkeit hat, ob für dieselbe das am Schluss des vorigen Abschnittes (S. 289) für die Nebennucleolen Gesagte gilt, darüber lässt sich noch kein Urtheil abgeben[1]; in Bezug auf den Kern jedenfalls darf die Vacuolenflüssigkeit als ein **Excret** betrachtet werden, und diese Auffassung wird gestützt durch einen Vergleich mit den pulsirenden Vacuolen der Protozoen. Bereits im ersten Aufsatz sind dieselben zum Vergleich herangezogen worden. Es wurden damals die Nebennucleolen des Metazoen-Keimbläschens mit den Vacuolen der Protozoen und andrerseits der Hauptnucleolus — als ein besonders differenzirter Nebennucleolus — mit dem Sammelbehälter der Euglenineu und Vorticellinen verglichen, welcher die Flüssigkeit der Vacuolen in sich aufnimmt und sie dann in den Schlund (Vestibulum) ergiesst.

1) Grosse, ständige Nucleolen, die mit dem Hauptnucleolus des Keimbläschens vergleichbar sind, kommen bekanntlich hauptsächlich in den Kernen secernirender Zellen vor. Bei den Daphniden zeichnet sich, abgesehen von den Kernen des Darmepithels, hauptsächlich der Boden des Brutraumes, welcher das Fruchtwasser für die abgelegten, wachsenden Eier liefert, durch das Vorhandensein besonders grosser Nucleolen aus. Besonders charakteristisch ist ein Unterschied, den die Wintereier der verschiedenen Arten im Blastodermstadium zeigen: bei denjenigen Arten, deren Wintereier im Ephippium abgelegt werden und welche daher nur eine dünne Eihaut bilden (Moina, Daphnia, Ceriodaphnia), zeigen die Blastodermkerne nur sehr kleine Nucleolen, während bei den Formen, welche kein Ephippium bilden, deren Eier aber dafür von einer derberen Schale umhüllt werden (Sida), die Blastodermkerne je mit einem grossen, formbeständigen Hauptnucleolus ausgestattet sind, dessen Vacuolensystem sämmtliche für den Hauptnucleolus des Echinus-Keimbläschens beschriebenen Zustände zeigt (Fig. 14). In Anbetracht der letzteren Thatsache wird man zu der Vermuthung geführt, dass in secernirenden Zellen die Vacuolenflüssigkeit vielleicht in der Art eines Enzyms wirksam ist, welches die Zellsubstanz in bestimmter Weise verändert.

Wir können diesen Vergleich bestehen lassen, wenn wir uns über den phylogenetischen Ursprung des Hauptnucleolus, seine Differenzirung aus einem nichtorganisirten Nebennucleolus, eine Vorstellung machen wollen. Vom physiologischen Standpunkt aus dagegen würde wohl der Vergleich in anderer Weise anzustellen sein. Fassen wir ein Keimbläschen vom Echinodermen-Typus ins Auge, so würden die Centralvacuole des Hauptnucleolus mit der eigentlichen pulsirenden Vacuole des Protozoenkörpers, die Rindenvacuolen des Hauptnucleolus mit den Bildungsvacuolen zu vergleichen sein, durch deren Zusammenfluss die pulsirenden Vacuolen entstehen.

Was die Bildung der Vacuolen einerseits im Keimbläschen-Nucleolus, andrerseits im Protozoenkörper anbelangt, so finden wir vollkommene Uebereinstimmung. Für die Vacuolen der Flagellaten wird wenigstens angegeben (6, S. 175), dass, wenn sich die Vacuole dem Maximum ihrer Anschwellung (Diastole) nähert, in ihrer Nähe zunächst ganz kleine Vacuolen, die sogenannten Bildungsvacuolen, auftreten: durch den Zusammenfluss dieser letzteren kommt die neue Vacuole zu Stande. Genau das gleiche Verhalten konnten wir aber auch im Hauptnucleolus des Echinus-Keimbläschens verfolgen.

Was ferner den Zeitraum zwischen zwei Contraktionen anbelangt, so ist derselbe bei den Protozoen bekanntlich in der Regel bedeutend kürzer, als in unserem Falle. Bei den Flagellaten folgen sich 2—12 Contraktionen in einer Minute (6, S. 714), etwas länger dauern dagegen die Perioden im Allgemeinen bei den Ciliaten. Bei Cryptochilum Echini beträgt die Schwingungsdauer 20 Minuten, bei Spirostomum teres, welches sich am meisten den von uns beschriebenen Verhältnissen nähert, 30—40 Minuten (7, S. 1453). Dass die Keimbläschen-Vacuolen eine bedeutend längere Periode haben, als die pulsirenden Vacuolen der Protozoen, mag in der geringeren Energie begründet sein, mit welcher sich die Lebensvorgänge im Seeigelei abspielen, wie denn auch von den Protozoenforschern darauf hingewiesen wird, dass bei parasitären Protozoen, z. B. bei Cryptochilum Echini, welche naturgemäss eine geringere Vitalität zeigen, als die freilebenden Formen, die Perioden bedeutend länger, als bei den letzteren sind.

Es wäre noch ein weiterer Punkt hervorzuheben, in welchem sich anscheinend eine Differenz zwischen den Nucleolus-Vacuolen

und den contraktilen Vacuolen der Protozoen bemerklich macht, nämlich ihre beiderseitige Lage in dem die Excretflüssigkeit liefernden Organismus. Ich kann hier die Worte wiederholen, mit denen ich in meiner vorläufigen Mittheilung (14) diesen Punkt besprochen habe.

Bekanntlich sind die contraktilen Vacuolen der Protozoen frei, d. h. ohne spezielle Differenzirung des umgebenden Plasmas, in den peripherischen Schichten der Zellsubstanz gelagert. Im Keimbläschen dagegen finden wir die Vacuolen im Innern eines besonders differenzirten Organulums, des Hauptnucleolus. Auch hier können wir indess einen bedeutungsvollen Unterschied nicht finden, denn die eben erwähnte Eigenthümlichkeit des excretorischen Apparats des Keimbläschens wird uns verständlich, wenn wir auf die vermuthliche phyletische Entstehung desselben einen Blick werfen.

Wir können uns von derselben in folgender Weise eine Vorstellung machen:

Im einfachsten Falle (Furchungskerne von Cyclops, Keimbläschen der mehrgebärenden Cyclops strenuus-Weibchen, Wirbelthierkeimbläschen) häufen sich die von der chromatischen Substanz abgeschiedenen Spaltprodukte als „Nebennucleolen" bis zum Schwund der Keimbläschenwandung an, um sich sodann ihrerseits aufzulösen. Wir können dabei die Frage zunächst offen lassen, ob die Nebennucleolen einfache Excrettropfen sind oder ob sie als vorgebildete Bläschen („Vacuolen" der Botaniker) die Spaltprodukte des Chromatins in sich aufnehmen.

In einem zweiten Fall schiessen die einzelnen Nucleolen zu einem grösseren schaumigen Gebilde, einem unechten Hauptnucleolus (Pseudo-Nucleolus) zusammen und harren in dieser Form der Auflösung der Kernmembran.

Drittens kann sich einer der Nebennucleolen zu einem „Hauptnucleolus" differenziren und nimmt dann als solcher die gesammte vom Chromatin abgespaltene Flüssigkeit in sich auf. Der physiologische Vorgang ist dann ein komplizirterer, indem sich die Spaltprodukte innerhalb des nucleolären Plasmas abermals spalten. Eines der sekundären Spaltprodukte stellt nach Obigem die Substanz des Nucleolus dar, das andere wird in flüssiger Form in den Rindenvacuolen abgeschieden. Das in letzteren sich ansammelnde Excret wird von der im Laufe des Kernwachsthums

langsam sich vergrössernden (nicht-periodischen) Centralvacuole aufgenommen, welche zur Zeit der Auflösung der Kernmembran das Maximum ihres Wachsthums erreicht. Die Schrumpfung des Hauptnucleolus und die Entleerung des Excrets erfolgt erst mit dem Eintritt des Kerns in die Mitose (Keimbläschen von Canthocamptus, Keimbläschen und Blastodermkerne von Sida und Bythotrephes).

Der vierte Fall wird durch das Echiniden-Keimbläschen dargestellt, in welchem entsprechend der längeren Lebensdauer der Eizelle nicht nur eine einmalige, sondern eine rhythmisch sich wiederholende Auffüllung und Entleerung der Centralvacuole erfolgt.

Die Art, wie sich in den beiden letzteren Fällen vermuthlich der Stoffwechsel des Kernes darstellt, ist in Fig. 16 schematisch dargestellt (vgl. die Tafelerklärung).

Historische Bemerkung. Kurz nachdem die letzte Druckrevision meiner in den Berichten der Freiburger Naturforschenden Gesellschaft erschienenen vorläufigen Mittheilung besorgt war, wurde ich bei der Ausarbeitung der vorliegenden ausführlichen Arbeit durch eine gelegentliche Bemerkung Balbiani's (3, S. 611) auf eine von diesem Forscher gemachte Beobachtung hingewiesen, welche schon vor 30 Jahren veröffentlicht worden ist und bis zu einem gewissen Grade analoge Erscheinungen im Keimfleck anderer Formen zum Gegenstand hat. Dass diese Beobachtung Balbiani's in der späteren Litteratur keine Aufnahme gefunden hat, erklärt sich durch die in einer nicht-biologischen Zeitschrift erfolgte Publikation (2).

Nach Balbiani stellt der Keimfleck der Eizelle von Phalangium opilio ein schaumiges, von zahlreichen Vacuolen (cavités, lacunes) durchsetztes Gebilde dar. Von diesen Vacuolen springen einige mehr oder weniger über die Oberfläche des Nucleolus hervor, indem sie sich in Gestalt eines Bläschens (ampoule) über die äusserste Schicht der Nucleolarsubstanz erheben. Wenn man eines dieser Bläschen länger beobachtet, so sieht man dasselbe allmählich wachsen, während die Oberflächensubstanz, welche seine Wandung bildet, sich unter gleichzeitiger Dickenabnahme mehr und mehr verwölbt. Dann sieht man die Wandung plötzlich platzen — comme sous la pression d'un liquide intérieur —

und ihre Ränder ziehen sich gegen die Basis des dahinter befindlichen Bläschens zurück, welch' letzteres sich zu einer kleinen becherförmigen Vertiefung umgebildet hat. Nach und nach verschwindet dann diese Vertiefung, indem sich ihr Grund allmählich gegen die Oberfläche des Keimflecks emporhebt. Während sich diese Vorgänge abspielen, schwillt ein benachbartes oder mehr oder weniger entferntes Bläschen in gleicher Weise an und erfährt dasselbe Schicksal. Während so alle peripherischen Bläschen der Reihe nach verschwinden, haben sich die sehr kleinen, in der Tiefe des Keimflecks gelegenen Vacuolen vergrössert und der Oberfläche des Keimflecks genähert, um hier zu neuen Bläschen heranzuwachsen, die sich in der geschilderten Weise verhalten. „Il n'est pas rare de voir deux vacuoles voisines, au lieu de gagner isolément la périphérie, arriver à se toucher, puis, par suite de la rupture de la cloison de séparation, se fondre en une seule vacuole plus grande qui vient faire saillie à l'extérieur."

Balbiani erinnert an die Verhältnisse bei Rhizopoden, speziell bei Actinophrys. „De même que chez les actinophrys, les contractions de la tache germinative sont loin de se faire d'une manière régulière et rythmique, et l'on constate souvent des intervalles assez longs, d'un quart-d'heure, d'une demi-heure et même davantage entre deux pulsations successives." Als Unterschied zwischen beiden Formen von Vacuolen hebt sodann Balbiani hervor, dass sich die pulsirenden Vacuolen der Rhizopoden stets wieder durch neue, an gleicher Stelle auftretende Nachfolgerinnen ersetzen, während sich die Bläschen des Keimflecks beliebig an allen Theilen der Oberfläche desselben erheben können. „Une autre différence non moins capitale, c'est que, chez l'actinophrys, la vésicule représente un véritable organe de circulation qui a pour mission de distribuer dans le parenchyme de l'animal le liquide, qui s'est accumulé dans son intérieur, tandis que les ampoules contractiles de la tache germinative évacuent au dehors le liquide qui les distend et le versent dans l'intérieur de la vésicule germinative ou de Purkinje."

Die gleichen Verhältnisse finden sich nach Balbiani bei den meisten Spinnen und auch im Innern des Keimflecks eines Myriapoden (Geophilus) bemerkt man häufig eine oder mehrere Vacuolen, welche sich abwechselnd ausdehnen oder zusammen-

ziehen. Im Momente der Diastole nähert sich jede Vacuole allmählich der Oberfläche des Keimflecks, ohne sich jedoch über das Niveau desselben zu erheben, wie dies bei Phalangium der Fall ist. Die Entleerung erfolgt ferner hier nicht durch plötzlichen Bruch der Vacuolenwandung, sondern durch einen dünnen trichterförmigen Kanal. Es ist derselbe Kanal, den Balbiani mehrfach (2 a, 3) beschrieben hat und der im Innern eines entsprechenden, von der Keimbläschenwandung ausgehenden Trichters liegend, die Vacuolen des Keimflecks mit der Substanz des Zellleibes selbst in Verbindung bringt.

Balbiani glaubt, dass das beschriebene Verhalten des Keimflecks eine allgemeinere Verbreitung hat. Ueber die Bedeutung des Vorgangs wagt er noch keine Vermuthung auszusprechen: „Ce qui paraît mieux établi, c'est l'importance du rôle, que joue le noyau avec le nucléole inclus, comme élément de nutrition et de conservation de la cellule."

Ich habe die Angaben Balbiani's ausführlich und theilweise mit seinen eigenen Worten wiedergegeben, weil sie in einer Zeitschrift enthalten sind, welche der Bibliothek des Biologen zu fehlen pflegt. Ein wesentlicher Punkt, die Entleerung der Vacuolen nach aussen, ist also in unzweideutiger Weise bereits von Balbiani beobachtet worden. In den Einzelheiten sind zwischen seinen Beobachtungen und den meinigen Unterschiede vorhanden, welche im Obigen durch gesperrten Druck angedeutet sind und im Wesentlichen darin gipfeln, dass Balbiani bei Phalangium und Geophilus eine successive Entleerung der verschiedenen Vacuolen beobachtet hat, während bei Echinus ein Unterschied zwischen Bildungs- und Sammelvacuolen auftritt. Die Verhältnisse bei Phalangium und Geophilus stellen also gewissermaassen eine primitivere Stufe dar.

2. Das Aufsteigen des Keimbläschens.

Das Aufsteigen des Keimbläschens im Moina-Ei. „Das Keimbläschen rückt aus der Mitte des Eies allmählich nach der Oberfläche empor." Mit diesen oder ähnlichen Worten wird in den Lehrbüchern ein im Thierreich fast allgemein verbreiteter Vorgang beschrieben, durch welchen die Reifungstheilungen eingeleitet werden. Wir sind über die Physiologie des-

selben bis jetzt nicht weiter unterrichtet und wir haben uns mit der Erklärung zu begnügen, dass hier eine Anpassungserscheinung vorliege, welche durch die Asymmetrie der folgenden Theilungen bedingt ist. Nachdem wir aber von verschiedenen Seiten aus den Bewegungsvorgängen des Plasmas näher getreten sind, erhebt sich auch bei diesem Vorgang die Frage, ob wir mit mechanischen Vorstellungen weiterkommen, oder ob eine rein vitale, selbstthätige Bewegung der betheiligten Zellelemente vorliege.

Es war schon lange mein Wunsch gewesen, dieser Frage näher zu treten, und, durch einen gelegentlichen Befund geleitet, gelangte ich gleich zu Anfang zu einer bestimmteren Fragestellung. Es war mir nämlich speziell bei den langgestreckt-ovalen Wintereiern einiger Daphniden aufgefallen, dass das Keimbläschen bei seinem Aufsteigen keinen bestimmten Punkt der Oberfläche aufsucht, sondern bald am oberen Pole, bald mehr an der Längsseite des Eies zur Richtungskörperbildung schreitet. Es war damit so ziemlich ausgeschlossen, dass eine bestimmt modifizirte Partie des Oberflächenplasmas bei den Bewegungserscheinungen des Kerns in Mitwirkung kam, und es musste sich also in erster Linie um die Frage handeln: wenn das Keimbläschen nicht nach einem bestimmten Punkt der Oberfläche zusteuert, ist dann vielleicht die Richtung seiner Wanderung durch andere äussere Faktoren bestimmt? Steigt vielleicht auch das Keimbläschen der Wirbellosen entgegengesetzt der Richtung der Schwerkraft in die Höhe?

Die Lösung dieser Frage stellt sich als eine keineswegs einfache heraus. Denn von sämmtlichem Material, das ich theils lebend, theils in conservirtem Zustande untersuchte, genügte bisher nur eine einzige Form den an dieselbe zu stellenden Ansprüchen: Das Ei muss während der ganzen Dauer des Aufsteigens des Keimbläschens zur speziellen Unterlage und diese letztere zur Richtung der Schwerkraft eine bestimmte Orientirung haben.

Das einzige Objekt, bei welchem ich zu einem unzweideutigem Ergebniss gelangte, ist die Daphnide Moina paradoxa. Die beiden wurstförmig gestreckten Wintereier je eines Satzes ordnen sich direkt nach dem Eintritt in den über dem Rücken befindlichen Brutraum so an, dass sie sich an je einer Seite des Vorderrückens mehr oder weniger aufrecht anlehnen, wie die

Schenkel eines Reiters am Körper des Pferdes (vgl. den Querschnitt Fig. 8 und die Orientirungsskizze Fig. 9). Da nun Moina im Gegensatz zu einigen andern Daphniden Bauchschwimmer ist, so ist auch die zweite Voraussetzung, die bestimmte Orientirung der Unterlage, gegeben.

Bei Moina erleidet das Keimbläschen bereits im Innern des Eies die die Reifungstheilung einleitenden Umbildungen, die Kernmembran löst sich auf und es erfolgt sodann die Wanderung an der Oberfläche. In sämmtlichen, etwa 20 Fällen, in welchen die Weismann-Ischikawa'schen Präparate eines der Stadien der Richtungstheilungen zeigten, war nun die Verbindungslinie zwischen der Richtungsspindel einerseits und dem Eizentrum[1]) andererseits eine senkrechte. Ganz besonders cha-

1) Annähernd im Centrum des Moina-Eies liegt zur Zeit der Richtungskörperbildung die von Weismann und Ischikawa entdeckte räthselhafte „Copulationszelle". In einer früheren Arbeit (13) habe ich dieselbe mit dem „Metanucleolus" des Meduseneies verglichen; Gründe hierfür waren die Zeit ihres Auftretens und ihre bläschenförmige Beschaffenheit (die Bläschenform tritt namentlich schön bei der stets peripherisch gelegenen „Copulationszelle" des eben abgelegten Wintereies von Daphnia hervor Fig. 10, Nebenfigur).

Aber es fragt sich, welche Deutung in diesem Fall einem andern Gebilde zu geben ist, welches im Ovarialei von Moina (und Leptodora) in einem bestimmten Stadium auftritt und von Weismann und Ischikawa als identisch mit der „Copulationszelle" aufgefasst worden ist.

Das betreffende Stadium des Moina-Eies ist in Fig. 12 dargestellt: Das Chromatin des Kerns ist noch deutlich färbbar (erste chromatische Wachsthumsstufe, vergl. 15); die Dotterbildung ist in vollem Gange und auch in den drei primären Nährzellen, I Nz, lagern sich — als vorübergehende, einer späteren Auflösung verfallene Bildung (Weismann, 30, S. 94) — grössere Dotterschollen (ds) ab; die sekundären Nährzellen, II Nz, sind noch in unverminderter Anzahl vorhanden. Der fragliche Körper (dk) ist, anscheinend ohne Lagebeziehungen zum Kern, unmittelbar zwischen die Dotterschollen eingebettet.

In späteren Stadien des Ovarialeies von Moina vermochte ich ein derartiges Gebilde nicht nachzuweisen. Dieser letztere Umstand, ferner die etwas abweichende Gestalt des Körpers (er ist in der Regel von ovaler Form und lässt nie die Bläschenform deutlich hervortreten, in der Weise, wie dies bei der stets kugligen „Copulationszelle" des abgelegten Eies der Fall ist), endlich die Zeit seines Auftretens und das vereinzelte Vorkommen bei nur wenigen Arten legen die Vermuthung nahe, dass die „Copulationszelle" des Ovarialeies nicht identisch ist mit der „Copulationszelle" des abgelegten Eies. Ich möchte

racteristisch sind Bilder, wie das in Fig. 8 wiedergegebene, in welchen die beiden Schwestereier eine etwas verschiedene Lage zum Vorderrücken des Mutterthieres einnahmen und dementsprechend auch die Lage der Richtungsspindel eine verschiedene war, insofern die eine am Pol, die andere an der Längsseite des betreffenden Eies gelegen war. In den meisten Fällen, z. B. in dem in Fig. 9 abgebildeten, in welchem deutlich die Vierergruppen der ersten Theilung zu bemerken waren, befanden sich allerdings die Richtungsspindeln in der Nähe des oberen Poles, aber der Vergleich der sämmtlichen Bilder liess erkennen, dass diese polare Stellung nicht in einer dem oberen Pol zukommenden Besonderheit irgend welcher Art, sondern in der gewöhnlichen Stellung des Eies im Brutraum ihren Grund hatte.

Neben dieser den Erwartungen vollkommen entsprechenden Regelmässigkeit, welche sich in der Orientirung der Richtungsspindeln zu erkennen gab, traten auch die erwarteten Ausnahmefälle auf; aber sie bewegten sich innerhalb so enger Grenzen, dass die senkrechte Wanderung des Keimbläschens entgegengesetzt der Richtung der Schwerkraft dadurch nicht in Zweifel gesetzt werden konnte. In zwei oder drei Fällen nämlich lag die Richtungsspindel allerdings ganz in der Nähe des oberen Poles, aber an einem mehr nach abwärts gerichteten Punkte der Eikuppe. Es kann hier leicht zur Erklärung angenommen werden, dass hier eine nachträgliche Drehung des Eies im Brutraum vor sich gegangen ist, wie denn überhaupt die Lage des Eies im Brutraum keine vollkommen feste sein kann.

---

vielmehr eher annehmen, dass die erstere dem bekannten, seiner Funktion nach räthselhaften Dotterkern anderer Formen entspricht, während die letztere ein genetisch mit der ersteren nicht zusammenhängendes Gebilde darstellt.

Ich möchte es überhaupt für bedenklich halten, mit Henneguy (17) alle bisher beschriebenen paranucleären Körper als homologe Gebilde aufzufassen. Vielmehr dürften mindestens zwei verschiedene Elemente auseinanderzuhalten sein: der in der ersten Wachsthumsphase des Ovarialeikernes auftretende und noch vor Ablage des Eies verschwindende Dotterkern und der als Residuum des Keimbläschens aufzufassende, genetisch mit dem Hauptnucleolus in Zusammenhang stehende und während der ersten Furchungsstadien fortexistirende Metanucleolus.

Alles in Allem entsprachen aber alle Fälle der Erwartung, dass die Kernsubstanz in einer der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung an die Oberfläche steigt.

So liegen die Verhältnisse bei Moina. Es ist mir nicht gelungen, bei andern Formen dasselbe nachzuweisen, denn schon innerhalb der Gruppe der Daphniden treffen die Eingangs gemachten Voraussetzungen bezüglich der Orientirung des Eies nicht mehr zu. Bei Daphina pulex, welche bekanntlich in aufrechter Haltung, den Kopf nach oben, im Wasser hüpft (Fig. 10), und bei Bythotrephes longimanus, welcher, so viel mir bekannt ist, ein Rückenschwimmer ist (Fig. 11), zeigen die Eier kurz nach ihrem Austritt in den Brutraum keine so bestimmte Lage, wie dies bei Moina der Fall ist. Man findet sie vielmehr in demselben über- und nebeneinander in unregelmässiger Weise gelagert.

Das Aufsteigen des Keimbläschens im Bythotrephes-Ei. Das nächst dem Moina-Ei am genausten untersuchte Bythothrephes-Ei lieferte nun aber in anderer Hinsicht einen Beitrag, welcher bei weiterem Vorgehen in unserer Frage von Wichtigkeit war.

Die Fig. 13 gibt bei a das Keimbläschen einer jungen Ovarialeizelle, bei b dasjenige eines eben abgelegten Eies von Bythothrephes, beide mit der Camera bei gleicher Vergrösserung (Zeiss, homog. Imm. 3 mm, Oc. I) gezeichnet, also in ihrem natürlichen Grössenverhältniss wieder. Das Keimbläschen Fig. 13a weist in seiner Umgebung keine besondere Differenzirung des Zellplasmas auf und beherbergt einen verhältnissmässig grossen, ovalen Hauptnucleolus mit excentrisch gelegener Centralvacuole; dasjenige des abgelegten Eies dagegen ist nicht unmittelbar zwischen den Dotterschollen eingebettet, sondern liegt am Rande einer grossen dotterfreien Plasmainsel und zugleich zeigt sich, dass seine eigene Grösse, sowie in noch höherem Maasse diejenige des Hauptnucleolus eine bedeutende Reduktion erfahren hat.

Es sind also zur Zeit der Ablage des Bythotrephes-Eies am Keimbläschen desselben zweierlei Veränderungen eingetreten: eine erhebliche Grössenreduktion und die Aus-

bildung einer das Keimbläschen umschliessenden Plasmainsel.

Die Fig. 11 zeigt einen Schnitt durch den Brutraum eines Bythotrephes-Weibchens und bringt drei eben ausgetretene Wintereier zur Ansicht; in zwei derselben befindet sich die Plasmainsel mit dem Keimbläschen im Centrum des Eies, im dritten ist dieselbe bereits an die Peripherie gerückt. Die Eizelle I, deren Keimbläschen in der Nebenfigur rechts vergrössert dargestellt ist, weist das jüngste Stadium auf: dies geht daraus hervor, dass ihr Keimbläschen, sowie dessen Hauptnucleolus einen erheblich grösseren Umfang, als die entsprechenden Gebilde der beiden andern Eizellen zeigen. Es geht aus der Figur hervor, dass die Grössenabnahme des Keimbläschens erst unmittelbar vor dem Aufsteigen an die Oberfläche ihr Ende erreicht.

Inwieweit nun die Verkleinerung des Hauptnucleolus, die Grössenreduktion des Keimbläschens selbst und die Ausbildung der Plasmainsel in ursächlichem Zusammenhang miteinander stehen, darüber vermag ich keinerlei Angaben zu machen, aber wir können uns die Frage vorlegen, ob nicht diese drei Erscheinungen zum „Aufsteigen" des Keimbläschens in Beziehung stehen.

Versuchen wir zunächst, die von O. Hertwig neuerdings (21) präcisirten, mechanischen Vorstellungen über die Lage des Kerns im Zellleib auf die Befunde bei Bythotrephes anzuwenden.

Die an dieser Stelle zu berücksichtigenden Hauptsätze O. Hertwig's sind, erstens, dass die Lage des Kerns jeweils bestimmt wird durch die nach Intensität und Richtung veränderlichen, physikalischen und chemischen Wechselwirkungen zwischen Kern und Zelle und dass daher der Kern jederzeit die Mitte seiner Wirkungssphäre einzunehmen sucht; zweitens, dass Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma, nicht aber zwischen ihm und dem Dottermaterial stattfinden, welches sich bei allen Theilungsprocessen wie eine passive Masse verhält. Durch Combination der beiden Sätze erhält man einen dritten: Der Kern muss stets nach den Orten der grössten Protoplasmaansammlungen hinrücken.

Im polar differenzirten Hühner- und Froschei ist nach O. Hertwig folglich das Keimbläschen stets im sogenannten Bildungsdotter (Keimscheibe), in welchem relativ am meisten

Protoplasma angesammelt ist, gelegen. Da aber der Bildungsdotter spezifisch leichter ist, als der Nahrungsdotter, so stellt er sich stets im höchsten Punkt des Hühnerdotters, bzw. des Froscheies ein, und folglich nimmt auch das Keimbläschen eine excentrische, oberflächliche Lage ein.

Gehen wir über zum Bythotrephes-Ei. Dasselbe ist ursprünglich hololecithal, mit central gelegenem Keimbläschen. Vor dem Aufsteigen des letzteren bildet sich aber um dasselbe eine Plasmainsel aus, welche morphologisch mit der Keimscheibe des Frosch- und Hühnereies verglichen werden kann. Nehmen wir nun an, dass diese Plasmainsel, wie die Keimscheibe der erwähnten Wirbelthiereier, vermöge ihres geringeren spezifischen Gewichtes die Oberfläche des Eies zu gewinnen vermag, so fände damit das Aufsteigen des Bythotrephes-Keimbläschens an die Oberfläche eine einfache Erklärung. Wir könnten demnach in der Bildung der Plasmainsel eine spezifische Einrichtung sehen, welche das Aufsteigen des Keimbläschens zum Zweck der Richtungskörperbildung herbeiführt.

Wollte man dann diese Erklärung auf diejenigen Fälle übertragen, in welchen bereits im Innern des Eies die Auflösung der Keimbläschenmembran und die Ausscheidung des Nucleolus stattfindet, so hätte man hier dem membranlosen Kernplasma als solchem die Rolle der Plasmainsel, der chromatischen Substanz dagegen diejenige des geschlossenen Keimbläschens zuzuweisen.

Für einen derartigen Erklärungsversuch liesse sich manches, vor Allem die Analogie mit dem Wirbelthierei, anführen. Bei genauerer Betrachtung erheben sich aber doch einige Bedenken gegen diese rein mechanische Deutung. Namentlich dürfte es bei einem Blick auf die Fig. 11 als zweifelhaft erscheinen, ob die Schwerkraft im Stande ist, durch ihre rein physikalische Wirkung den Reibungswiderstand zu überwinden, welchen die Dotterschollen und die (in der Hauptfigur durch die grossen, weissen Flecken wiedergegebenen) Oelkugeln der verhältnissmässig geringen Plasmamasse entgegensetzen. Man fragt sich ferner, warum im Bythotrephes-Ei nicht auch die Vertheilung der Dotterschollen und Oelkugeln den statischen Gesetzen unterliegt?

Angesichts dieser Bedenken könnte vielleicht auch versucht werden, die Wanderung des Keimbläschens als eine

geotaktische Erscheinung im Sinne der Botaniker[1]) aufzufassen. Der richtende Einfluss der Schwerkraft würde darnach der eines physiologischen Reizes sein, welcher das Keimbläschen zu seiner Wanderung veranlasst. Schon im Ovarialei wird der Kern unter einem derartigen Einfluss der Schwerkraft stehen, allein, solange das Ei im Wachsthum begriffen ist und demgemäss ein besonders lebhafter Stoffdurchtritt durch den Kern stattfindet, wird die Wirkung der Schwerkraft gegenüber den nach allen Seiten hin in intensivster Weise bestehenden ernährungsphysiologischen Wechselwirkungen zwischen Kern und Protoplasma gleich Null gesetzt werden können. Erst wenn letztere auf das dem „Ruhestadium" der Zelle und des Kerns zukommende Maass herabgesunken sind, kann die erstgenannte Reizwirkung zur Geltung gelangen.

Mit diesem Erklärungsversuch, welcher die unsichere Grösse der physiologischen Geotaxis einführt, soll übrigens nur eine weitere Möglichkeit angedeutet werden, wie die Wanderung des Keimbläschens erklärt werden kann. Ein festerer Boden wird erst gewonnen werden, wenn es gelingt, die in Frage stehende Erscheinung auch bei anderen Objekten zu beobachten.

Bis jetzt liegen freilich, so viel ich weiss, keinerlei direkte Angaben über ein senkrechtes Emporsteigen des Keimbläschens vor. Höchstens dürften die von Henking (16) gemachten Vorschläge über eine praktische Orientirung des Eies

1) Von den Botanikern sind schon seit längerer Zeit die Erscheinungen des Geotropismus und der Geotaxis genauer studirt worden. Es waren zunächst die Organe der höheren Pflanzen, welche auf diese Frage untersucht worden sind, interessanter sind aber für uns die mit Flagellaten angestellten Versuche. Durch die Experimente von F. Schwarz (26), Aderhold (1) und Massart (23) ist das Vorhandensein geotaktischer Eigenschaften bei diesen mit Sicherheit erwiesen worden, und namentlich die von letzterem beigebrachten Beobachtungen scheinen gegenüber dem Verworn'schen mechanischen Erklärungsversuch (28) Stand zu halten. Verworn ist der Ansicht, dass aus rein physikalischen Gründen die Flagellaten mit ihrer Längsaxe in die Richtung der Schwerkraft eingestellt werden, in der Weise, dass das vordere geisseltragende Ende noch oben gerichtet ist. Daraus würde dann im Ganzen eine Gesammtbewegung nach oben resultiren. Gegen die Annahme einer derartigen rein passiven Richtungsbestimmung sprechen sich aber Aderhold (1, S. 319) und Massart (23, S. 166) auf Grund ihrer Beobachtungen entschieden aus.

anzuführen sein. Henking sagt treffend über die Insekteneier: „Meist orientirt man die Eier nach den Mikropylen, also nach dem Orte, wo die Samenfäden eindringen. Es ist das eigentlich eine Orientirung, welche dem Ei selber völlig fremd ist, indem die Mikropylen ausserhalb des Eies gebildet werden. Ein fester Punkt für das eigentliche Ei ist dagegen in dem (an die Oberfläche gerückten) Kern des abgelegten Eies gegeben. Stellen wir diesen nach oben, so wird die Auffassung der Formen eine etwas andere, als die gewöhnliche.“ Ein länglich-ovales Ei z. B. wird nach Henking, je nachdem der Kern an einer Längsseite oder in der Nähe eines Poles oder an einem Pol selbst liegt, liegend oder in schiefer Stellung oder aufrecht dargestellt werden müssen, d. h. immer so, dass die das Ei im Kern tangirende Ebene horizontal liegt (vgl. die Copien nach Henking, Fig. 15). Henking meint, dass spätere Untersuchungen vielleicht zeigen werden, ob nicht eine derartige Aufstellung des Eies zu der Anlage des Embryo in gewisser Beziehung steht. Ich glaube, dass die Henking'sche Orientirung insofern eine vollkommen natürliche und glückliche ist, als sie derjenigen Stellung entspricht, welche das Ei zur Zeit des Aufsteigens des Keimbläschens, sei es innerhalb des Ovariums, sei es ausserhalb des Mutterthieres, inne hatte.

Freiburg i. B., den 7. Juni 1893.

Nachtrag.

Nach Abschluss des vorliegenden Aufsatzes ist durch die Güte des Verfassers eine Arbeit von L. Rhumbler[1]) in meine Hände gelangt, welche von den „Binnenkörpern“ der Foraminiferenkerne ausgehend, sich mit den in den Metazoen-Keimbläschen vorkommenden Nucleolen beschäftigt. In verschiedenen

1) Rhumbler, L., Ueber Entstehung und Bedeutung der in den Kernen vieler Protozoen und in Keimbläschen von Metazoen vorkommenden Binnenkörper (Nucleolen). Eine Theorie zur Erklärung der verschiedenartigen Gestalt dieser Gebilde. Zeitschrift f. wiss. Zoolog. 56. Bd. 1893.

wesentlichen Punkten besteht eine vollkommene Uebereinstimmung der von Rhumbler in obigem Aufsatze niedergelegten Auffassung und meinen eigenen, bereits im I. Theil dieser Arbeit mitgetheilten Anschauungen. Rhumbler ist der Ansicht, „dass die Binnenkörper keine Organe des Zellkerns, sondern bloss einen vom Kern auf irgend eine Weise erzeugten, in sich selbst leblosen Stoff darstellen, der sich in mehr oder weniger vollständiger Weise zu einzelnen Portionen zusammengruppirt" (S. 351). Rhumbler fasst also die Binnenkörper gleichfalls als „morphologisch nicht strukturirte Gebilde" (S. 334) auf, welche durch Verschmelzung kleinerer Gebilde derselben Art entstehen. Diese Darstellung lässt sich in der That Wort für Wort auf die „Nebennucleolen" des Metazoen-Keimbläschens übertragen, dagegen würde, wie ich auszuführen versucht habe, der „Hauptnucleolus" einen individualisirten Körper darstellen.

Was dann die Funktion der Binnenkörper anbelangt, so hält Rhumbler dieselben für Reservestoffe, „die ebenso wie die Dotterplättchen des Eies bei dessen Wachsthum, bei der weiteren Ausbildung des Kerns verbraucht werden" (S. 334), vielleicht zu der Zeit, „wo die Theilung eine grosse Zunahme des Vererbungsapparates bez. des Idioplasmas im Sinne Weismann's erfordert, wo aber diese Stoffe nicht rasch genug durch die Zellmembran hindurch Nahrung finden können" (S. 362).

Ich möchte hier die Einwände kurz wiederholen, welche nach meiner Ansicht gegen die Auffassung der Nucleolen als Nahrungsstoffe oder mit Rhumbler als Reservestoffe, welche beim Wachsthum des Chromatins Verwendung finden, zu machen sind:

1. Die Thatsache, dass in den Keimbläschen einzelner Formen, z. B. bei Cyclops strenuus, die Nebennucleolen erst dann das Maximum ihrer Ausdehnung erreichen, wenn das Chromatin bereits die bei den Theilungen der Reifungsphase bestehende Organisation angenommen hat.

2. Die Vorgänge im Keimbläschen von Pristiurus, welche auf das Bestimmteste auf die Entstehung der kleinen Nucleolen im Chromatinknäuel hinweisen.

3. Die Vorgänge im Hauptnucleolus des Echinus-Keimbläschens, welche wohl nur so gedeutet werden können, dass eine

für das Leben des Kerns selbst überflüssig gewordene, also in Bezug auf den Kern selbst als Exkret aufzufassende Flüssigkeit ausgeschieden wird.

4. Die Thatsache, dass gerade in secernirenden Zellen ein dem Keimbläschen-Hauptnucleolus ähnliches Gebilde mit Regelmässigkeit vorkommt, lässt sich nicht gut mit der Ansicht vereinigen, dass der Nucleolus nur die Bedeutung eines Reservestoffs habe. Man kann sich nicht gut denken, dass ein in vollster Aktion begriffenes Organ, wie ein solches durch eine secernirende Drüsenzelle dargestellt wird, sich mit der Bildung so umfangreicher, fast das ganze Kernvolumen ausfüllender Reservestoffe abgiebt.

Literaturverzeichniss.

1. Aderhold, R., Beiträge zur Kenntniss richtender Kräfte bei der Bewegung niederer Organismen. Jen. Zeitschr. 22. Bd. 1888.
2. Balbiani, E.-G., Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux. (Lu à la Société de biologie dans une des séances du mois de fevrier 1864.) Gazette médicale de Paris. 36. Jahrg. 3. Serie. 20. Bd. 1865.

2a. Balbiani, E.-G., Observations sur le rôle du noyau dans les cel lules animales. Compt. rend. t. 61. 1865.

3. Balbiani, E.-G., Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'oeuf chez les Géophiles. Zool. Anz. 6. Jahrg. 1883.
4. Beneden, E., van, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire. Bull. de l'acad. R. de Belg. 2. Serie. 56. Bd. 1876.
5. Brauer, A., Ueber die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. Bd. 1891.
6. Bütschli, O., Bronn's Klassen und Ordnungen. 1. Bd. (Protozoa). II. Abth. Mastigophora. 1883—87.
7. Bütschli, O., Ebda. 1. Bd. III. Abth. Infusoria und System der Radiolarien. 1887—89.
8. Derbès, Observations sur le mécanisme et les phénomènes qui accompagnent la formation de l'embryon chez l'oursin comestible. Annal. d. sc. nat. 3. Série. Zool. Tome VIII. 1847.
9. Flemming, W., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. I. Theil. Arch. f. mikr. Anat. 16. Bd. 1879.
10. Flemming, W., Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. III. Theil. Arch. f. mikr. Anat. 20. Bd. 1882.

11. Flemming, W., Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
12. Haberlandt, G., Ueber die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen. Jena 1887.
13. Häcker, V., Die Furchung des Eies von Aequorea Forskalea. Arch. f. mikr. Anat. 40. Bd. 1892.
14. Häcker, V., Ueber die Bedeutung des Hauptnucleolus. Vorläuf. Mittheil. Ber. Naturf.-Ges. Freiburg. 7. Bd. 1893.
15. Häcker, V., Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. I. Theil. Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893.
16. Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines. Zeitschr. f. wiss. Zool. 54. Bd. 1892.
17. Henneguy, L.-F., Le corps vitellin de Balbiani dans l'oeuf des vertébrés. Journal de l'anat. et de la physiol. 29. Jahrg. 1892.
18. Hertwig, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. I. Theil. Morph. Jahrb. 1. Bd. 1876.
19. Hertwig, O., Dasselbe. III. Theil. Morph. Jahrb. 4. Bd. 1878.
20. Hertwig, O., Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jen. Zeitschr. 24. Bd. 1890.
21. Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe. Jena 1892.
22. Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. 4. Bd. 1889.
23. Massart, J., Recherches sur les organismes inférieurs. III. La sensibilité à la gravitation. Bull. de l'Ac. R. de Belg. 3. Serie. 22. Bd. 1891.
24. Pfeffer, W., Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abh. d. math.-phys. Cl. d. Kgl. Sächs. Ak. d. Wiss. 16. Bd. Leipzig 1891.
25. Rückert, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7. Jahrg. 1892.
26. Schwarz, F., Der Einfluss der Schwerkraft auf die Bewegungsrichtung von Chlamydomonas und Euglena. Sitz.-Ber. d. bot. Ges. 2. Bd. 1884.
27. Strasburger, E., Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhange über Befruchtung. Jena 1888.
28. Verworn, M., Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.
29. Vries, H. de, Protoplasmatische Studien über die Wand der Vacuolen. (Pringsheim's) Jahrb. f. wiss. Bot. 16. Bd. 1885.
30. Weismann, A., Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. II. Die Eibildung bei den Daphniden. Ztschr. f. wiss. Zool. 28. Bd. 1877.
31. Weismann, A. und Ischikawa, C., Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. u. Ontog. 4. Bd. 1889.
32. Went, F. A. F. C., Beobachtungen über Kern- und Zelltheilung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1887.

Tafel-Erklärung.

Tafel XIX.

Fig. 1 u. 2. Ovarialeier von Psammechinus (Echinus) microtuberculatus. Auflösung der Keimbläschenmembran und Austritt des Hauptnucleolus. Derselbe erscheint in Fig. 1 als homogene Kugel, in Fig. 2 als Blase. Nach dem Leben gezeichnet. Seib. Oc. 0, Obj. V.

Fig. 3. Ovarialei von Psammechinus. Neben der ersten Richtungsspindel ist der „Metanucleolus" als blasse Kugel von annähernd derselben Lichtbrechung und Tingirbarkeit, wie die umgebende Dottersubstanz zu beobachten. Nach einem Essig-Karmin-Präparat. Seib. Oc. 0, Obj. V.

Fig. 4. Hauptnucleolus des Psammechinus-Keimbläschens mit pathologischen Vacuolen. Das Ei war im Absterben begriffen.

Fig. 5. Hauptnucleolus des Psammechinus-Keimbläschens. Die Centralvacuole ist zur Zeit der Systole excentrisch gelagert.

Fig. 6. Vacuolensystem mit achtstündiger Periode. Die Bilder sind von Stunde zu Stunde eingezeichnet. Die Beobachtung beginnt mit einem Stadium der Systole der Centralvacuole und endigt mit dem entsprechenden Stadium der folgenden Periode.

Fig. 7. Vacuolensystem mit vierstündiger Periode. Das Stadium, mit welchem die Beobachtungsreihe 9 Uhr Vormittags begann, wiederholt sich zwischen 12 und 1 Uhr. Um 3 Uhr ist die erneute Bildung einer Centralvacuole zu beobachten.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Weibchen von Moina paradoxa mit zwei Wintereiern im Brutraum. Die Bildung der Richtungskörper erfolgt in dem einen Ei am Pole, im andern an der Längsseite. Gez. nach Zeiss, Obj. A, Oc. 4 (Camera).

Fig. 9. Sagittalschnitt durch ein Weibchen von Moina paradoxa. Das linksseitige Winterei ist angeschnitten und in der Zeichnung ergänzt. Anlage der ersten Richtungsspindel. Zeiss, Obj. A. Oc. 1 (Camera).

Tafel XX.

Fig. 10. Querschnitt durch Daphnia pulex ♀. Die Eier zeigen anfänglich im Brutraum eine unregelmässige Lagerung. Zeiss, Obj A, Oc. 4. In der Nebenfigur die „Copulationszelle" (Metanucleolus?) des einen Eies. Dieselbe stellt sich als bläschenförmiger Körper mit tingirbarer Rinde und schwach färbbarer Vacuolensubstanz dar.

Fig. 11. Schiefer Querschnitt durch den Brutraum von Bythotrephes mit 3 Wintereiern. Die bedeutend verkleinerten Keimbläschen sind im Innern einer Plasmainsel gelagert, innerhalb deren sie

die Wanderung an die Oberfläche vornehmen. Die Kerne des Nährbodens, nb, zeigen sehr grosse Nucleolen. Zeiss, Obj. D, Oc. 8.

Fig. 12. Querschnitt durch die Ovarien von Moina paradoxa. In den beiden Wintereiern findet sich neben dem Eikern, eik, die ovale, dunkel tingirte „Copulationszelle" (Dotterkern?), dk. In den primären Nährzellen, I Nz, scheiden sich grosse Dotterschollen, ds, ab, die sekundären Nährzellen, II Nz, sind noch in grosser Anzahl vorhanden. Zeiss, hom. Imm. 3 mm, Oc. I.

Fig. 13. a) Keimbläschen einer jugendlichen Ovarialeizelle von Bythotrephes mit grossem Nucleolus und grosser Centralvacuole. b) Keimbläschen des abgelegten Wintereies von Bythotrephes, im Innern einer Plasmainsel. Beide Keimbläschen sind mit Camera, bei derselben Vergr. Zeiss, hom. Imm. 3 mm, Oc. 1, gezeichnet.

Fig. 14. Schnitt durch das Blastoderm eines Wintereies von Sida crystallina. Die Kerne weisen je einen grossen Nucleolus auf, dessen Vacuolensystem alle Verschiedenheiten zeigt, die im Nucleolus des Keimbläschens auftreten. In einem Kern ein offenbar in Theilung begriffener, biskuitförmig in die Länge gezogener Nucleolus. Zeiss, hom. Imm. 3 mm, Oc. 8.

Fig. 15. Schema für eine praktische Orientirung des abgelegten Eies (frei nach Henking). Die Lage des Kerns ist durch zwei kleine horizontale Striche, die Stelle, wo in speziellen Beispielen die Samenfäden eindringen, durch den Pfeil angedeutet. Das Ei wird so orientirt, dass der Kern an den höchsten Punkt zu liegen kommt.

Fig. 16. Schema der im Kern sich abspielenden Stoffwechselvorgänge. Die Nahrungsflüssigkeit (zweigestrichener Pfeil, ↑) dringt auf osmotischem Wege durch die Kernmembran (km) hindurch im Kernsaft ein. Sie erfährt hier beim Wachsthum, bei der Um- und Auseinanderlagerung des Chromatins (chr) eine Umsetzung und theilweise Verwendung. Das hierbei sich abspaltende Nuclein (↑) dringt auf osmotischem Wege in die Masse des Hauptnucleolus ein, wo dasselbe eine abermalige Spaltung erfährt. Es wird dabei einerseits die beim Wachsthum des Hauptnucleolus zur Verwendung kommende Rindensubstanz, andererseits die Vacuolenflüssigkeit geliefert. Letztere sammelt sich in den Bildungsvacuolen (bv) an, welche sich in die Centralvacuole (cv) ergiessen. Der Inhalt der letzteren diffundirt durch die Kernmembran hindurch in das Zellplasma, wo er vielleicht als Enzym Verwendung findet.

Anhang zum II. Theil[1]).

Ueber die Bedeutung der Centrosomen.

Nach Beobachtungen am Winterei von Sida crystallina.

Hierzu Tafel XXI.

Eine vor Kurzem erschienene Mittheilung Strasburger's[2]) veranlasst mich, mit wenigen Worten einer gelegentlichen Beobachtung zu gedenken, die sich auf den Bau der Centrosomen und ihrer Sphären bezieht und mit welcher sich gewisse Anschauungen des erwähnten Forschers über die Bedeutung der fraglichen Körper in Einklang bringen lassen.

Indem ich an dieser Stelle die auch von Strasburger berührte und neuerdings wieder in den Vordergrund getretene Frage nach der Entstehung der Centrosomen und ihrer Sphären bei Seite lasse, soll zunächst an den von dem genannten botanischen Autor hinsichtlich ihrer Bedeutung eingenommenen Standpunkt erinnert werden. Strasburger nimmt auf Grund seiner eigenen Befunde an pflanzlichen Objekten an, dass die von den Centrosphären[3]) aus in das Innere des Kernraumes eindringenden achromatischen Spindelfasern nur das Substrat darstellen, an welchem sich die aktiven Bewegungen der Tochterfadensegmente abspielen. Von einer durch Contraktion der Spindelfasern bewirkten Beförderung der Chromosomen, wie eine solche von den zoologischen Autoren (van Beneden, Boveri, Hermann,

1) Die folgende Mittheilung bezieht sich allerdings nicht auf die Centrosomen des unbefruchteten Eikerns, ihr Gegenstand steht aber doch in naher Berührung mit der Keimbläschenfrage. Ich füge sie daher an dieser Stelle ein.

2) Strasburger, E., Zu dem jetzigen Stande der Kern- und Zelltheilungsfragen. Anat. Anz. 8. Jahrg. 1893.

3) Strasburger schlägt vor, an Stelle des Ausdrucks „Attraktionssphäre", mit welchem gewisse bis jetzt nicht sicher zu begründende physiologische Vorstellungen verbunden sind, den rein morphologischen Terminus: „Astrosphäre" einzuführen. Die Astrosphäre, zusammen mit dem Centrosoma, würde kurz als „Centrosphäre" zu bezeichnen sein.

Flemming) angenommen wird, könne jedenfalls bei pflanzlichen Objekten keine Rede sein, da sich während des Auseinanderweichens der chromatischen Elemente die bei der Bildung der Spindel hergestellte, von Pol zu Pol bestehende Continuität der Spindelfasern sicher verfolgen lässt. Die Betheiligung der Centrosphären bei dieser aktiven Bewegung der Elemente würde nach Strasburger in einer chemotaktischen Reizwirkung bestehen, „wie solche ja Richtung und Ziel der Bewegung so häufig bei lebenden Wesen bestimmt. Bewegungen werden aber auch von Oscillarien und dergleichen Wesen ausgeführt, an welchen sichtbare äussere Organe der Bewegung fehlen".

Diese von Strasburger vertretene Ansicht über die Funktion der Centrosphäre bei der Kerntheilung würde an Wahrscheinkeit gewinnen, wenn es gelingen würde, bei einem besonders günstigen Objekt eine während der Kerntheilung vor sich gehende chemische, also durch wechselnde Tingirbarkeit sich ausdrückende Veränderung der Centrosphären nachzuweisen. Ich glaube, im Winterei einer Daphnide, Sida crystallina, ein Objekt gefunden zu haben, welches nicht nur einige Einzelheiten im Bau der Centrosphären ganz besonders deutlich hervortreten lässt, sondern auch eine während der Kerntheilungsvorgänge an denselben sich abspielende chemische Veränderung verfolgen lässt. Es liegt mir eine Reihe von Präparaten vor, welche die ersten Furchungsstadien (2- bis 16-Zellenstadium) zur Anschauung bringt, und welche in zahlreichen, besonders schönen Bildern gerade die in Fig 1 wiedergegebene, entscheidende Phase der Kerntheilung erkennen lässt. Es sei noch erwähnt, dass bei der Anfertigung dieser Präparate eine nur auf die Darstellung entwicklungsgeschichtlicher Bilder abzielende Methode angewandt worden war: Fixirung mit heissem Sublimatalkohol, Färbung der Schnitte mit Pikrokarmin und Nachfärbung mit Hämatoxylin.

In den Prophasen der Theilung und noch zur Zeit, in welcher die Chromosomen in einer Aequatorialplatte angeordnet sind (Fig. 2), weist die Centrosphäre — ich bediene mich vorläufig der Strasburger'schen Bezeichnungen — das bekannte, für die Theilungen der Eizellen beschriebene Ansehen auf: die Astrosphäre (Archoplasma Boveri's, sphère attractive van Beneden's) stellt in der gewöhnlichen Weise eine körnige, von radiären Streifen durchzogene, bei der erwähnten

Behandlung blau tingirte Plasmainsel dar, von welcher aus sich einzelne plasmatische Fortsätze der Radiärstreifen zwischen die Dotterschollen hinein verfolgen lassen. Im Innern dieser Plasmainsel befindet sich das anscheinend homogene Centrosoma-Korn, umgeben von einem hellen Hofe (der zone médullaire van Beneden's). Diese Bilder unterscheiden sich in keinem wesentlichen Punkte von den Darstellungen, welche seit van Beneden und Boveri für die entsprechenden Phasen gegeben worden sind.

Zur Zeit, wenn dann die chromatischen Elemente auseinanderzuweichen und an die Pole zu wandern beginnen (Fig. 1), ändert sich das Bild in doppelter Hinsicht:

1) Das bedeutend vergrösserte centrale Korn, das eigentliche Centrosoma, zeigt eine blasenförmige Beschaffenheit mit stark tingirbarer Rinde und vollständig farbloser Mittelsubstanz.

2) Das Centrosoma ist nicht mehr unmittelbar von dem hellen Hofe, der zone médullaire, umgeben, sondern in einer tingirbaren Schicht eingebettet, die gegen das Korn selbst sich vollkommen scharf abhebt, dagegen gegen den hellen Hof einen unregelmässigen, leicht gezackten Kontur besitzt.

Was den ersten Punkt anbelangt, so geht die blasige Natur des Centrosomas, abgesehen von der Unzweideutigkeit der normalen Bilder selbst, hauptsächlich aus denjenigen Fällen hervor, in denen eine Schrumpfung der Blase in Form einer Einstülpung der einen Hälfte in die andre eingetreten ist. In manchen Fällen (Fig. 3) war das Centrosoma zu einem doppelschichtigen, flach-linsenförmigen Körper zusammengefallen. Derartige Bilder, die entweder durch die rasche Einwirkung der Fixirungsmittel oder durch die Nachbehandlung mit Oelen entstanden sein mögen, entsprechen den Vorkommnissen im Mollusken- und Echinodermen-Ei, in denen der Hauptnucleolus des Keimbläschens eine analoge kappenförmige Einstülpung erfahren hat und welche in den vorhergehenden Aufsätzen mehrfach Besprechung gefunden haben.

Bezüglich des zweiten Punktes ist zu betonen, dass die das Centrosoma umgebende tingirbare Schicht, wie erwähnt, keinen festbegrenzten Körper darstellt, sondern den Eindruck hervorruft, als ob die dem Centrosoma zunächst benachbarte Zone des hellen Hofes eine nachträgliche chemische Veränderung, eine vom

Centrosoma selbst ausgehende, centrifugal fortschreitende Umwandlung in eine tingirbare Substanz erfahre. Man hat sich zu denken, dass von dem Centrosoma aus eine flüssige Substanz diffundire, welche mit der Hofsubstanz eine chemische Verbindung eingeht und derselben die Eigenschaft der Tingirbarkeit wiederverleiht, oder aber, dass diese flüssige Substanz die Hofsubstanz nur durchdringt und in Folge ihrer eigenen Tingirbarkeit die Färbungserscheinung hervorruft. Das Organ, welches diese Flüssigkeit bereitet und von einem bestimmten Moment an in die Nachbarschaft diffundiren lässt, wäre dann eben das bläschenförmige Centrosoma.

Wir haben also zur Zeit, wenn in den ersten Kerntheilungen des Wintereies von Sida crystallina die Tochter-Chromosomen auseinanderzuweichen beginnen, folgende Schichten der Centrosphäre[1]) zu unterscheiden:

1) Das Centrosoma, welches sich hier nicht in Form eines Korns, sondern einer Blase darstellt;

2) eine tingirbare Zone um das blasige Centrosoma herum. Wir wollen für dieselbe, dem Vorgang Strasburger's folgend, einen Namen einführen, welchem keinerlei physiologische Vorstellungen zu Grunde liegen, und sie als „tingirbare Innenzone" bezeichnen.

2) Es folgt der „helle Hof" Boveri's, die „zone médullaire" van Beneden's, und endlich

4) das „Archoplasma" Boveri's oder die Attraktionssphäre van Beneden's (speziell seine zone corticale).

Was nun die physiologische Bedeutung dieser Differenzirung anbelangt, so kann jedenfalls so viel gesagt werden, dass mit dem Wachsthum des Centrosomas eine Veränderung des umgebenden Plasmas vor sich geht, welche in einer Abnahme der Tingirbarkeit und in der Ausbildung eines hellen Hofes, der zone médullaire, ihren Ausdruck findet. Wenn dann das Wachsthum des Centrosomas seinen Höhepunkt erreicht hat, so tritt eine vom Centrosoma aus fortschreitende Rückbildung des

---

1) Bei einem Eidurchmesser von 0,175 mm beträgt im Stadium der Figur 1 der Durchmesser des „hellen Hofes" 20, der der „tingirten Innenzone" 12 Mikromillimeter, während das Centrosoma selbst den ausserordentlich grossen Durchmesser von 4—5 Mikro's zeigt

hellen Hofes ein, welche durch den Wiedereintritt der Tingirbarkeit gekennzeichnet ist. Wenn nun wirklich diese letztere Erscheinung durch die Ausscheidung einer Substanz aus dem Centrosoma bedingt ist, so könnten wir, da diese Ausscheidung mit dem Auseinanderweichen der Tochterchromosomen zeitlich zusammenfällt, vielleicht annehmen, dass diese Substanz bei der (nach Strasburger) aktiven Polwanderung der Chromosomen chemotaktisch wirksam ist.

Vergleichen wir nun mit den obigen Befunden die Darstellung, welche Boveri für die erste Furchungstheilung des Ascaris-Eies gegeben hat[1]): In den ersten Stadien, in denen wir die Centrosomen beobachten konnten, zur Zeit, wo noch eine einfache Archoplasmakugel im Ei besteht, sind dieselben sehr klein und deshalb schwer nachweisbar. Während das Archoplasma in zwei Kugeln sich spaltet, quellen sie auf das Vier- bis Sechsfache ihres ursprünglichen Durchmessers auf und erscheinen nun während der Ausbildung der Spindel als relativ grosse blasse Kugeln mit einem kleinen Korn im Zentrum. Wenn der Prozess der Spindelbildung sich seinem Ende nähert, nehmen sie wieder an Grösse ab. Schon in dem Ei der Figur 43, wo die chromatischen Elemente nahezu zur Aequatorialplatte vereinigt sind, sehen wir die beiden Körperchen kleiner geworden, und die der fertigen Spindel besitzen einen Durchmesser, der den ursprünglichen nur etwa um das Doppelte übertrifft. Man ist versucht, das zentrale Korn des Boveri'schen Centrosomas zusammenzustellen mit dem bläschenförmigen Centrosoma bei Sida, und den Rest des Boveri'schen Centrosomas als „tingirbare Innenzone" aufzufassen (vergl. die nach Boveri's Figur 42 copirte Figur 4). Allerdings würden dann in den beiden Fällen die einzelnen Entwicklungsphasen des Centrosomas und seiner tingirbaren Hülle nicht mit denselben Stadien der chromatischen Kernfigur zusammenfallen; denn nach Boveri's Darstellung fällt die grösste Ausdehnung des „Centrosomas" in ein Kerntheilungs-Stadium, in welchem sich die chromatischen Elemente noch nicht zur Aequatorialplatte rangirt haben (vergl. Fig. 4), während im Fall von Sida die Maximalausdehnung des Centrosomas und der tingirbaren Innenzone mit dem Beginn des

1) Boveri, Th., Zellen-Studien II. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. 22. Bd. 1888, S. 774.

Auseinanderweichens der Elemente zeitlich zusammentrifft. Es scheinen jedoch im Ascaris-Ei gewisse individuelle Unregelmässigkeiten bezüglich der Ausdehnung des Centrosomas einzutreten; in den Boveri'schen Figuren 62a, 62b und 63, welche ein sehr vorgeschrittenes Dyasterstadium darstellen, besitzen nämlich die Centrosomen eine Grösse, welche wiederum annähernd der Maximalausdehnung entspricht. In dieser Hinsicht würden also die Figuren 62a, 62b und 63 recht wohl mit dem Dyasterstadium bei Sida übereinstimmen.

Die Thatsache, dass bei Sida das eigentliche Centrosoma — abgesehen von der tingirbaren Innenzone — während der Prophasen ein bedeutendes Wachsthum aufweist, indem dasselbe von einem unansehnlichen Korn zu einer Blase von 4—5 Mikros im Durchmesser anschwillt, ist noch in andrer Richtung bemerkenswerth. Offenbar besitzt das Centrosoma im Sida-Ei im Dyasterstadium eine ganz ungewöhnliche Ausdehnung und dementsprechend tritt es auch schon in den Prophasen verhältnissmässig deutlich hervor. Setzen wir nun voraus, dass auch bei andern Thierformen das Centrosoma während der Prophasen ein beträchtliches Wachsthum erfährt, so darf es uns nicht Wunder nehmen, wenn sich dasselbe in den Fällen, wo es sich auf dem Höhepunkt seiner Thätigkeit als winziges Pünktchen präsentirt, in den früheren Stadien der Kerntheilung und im Ruhestadium dem Auge vollkommen entzieht. Wohl wird es in einzelnen Fällen möglich sein, auch in den Ruhestadien des Kerns das Centrosoma ausserhalb [1]) oder innerhalb [2]) der Kernwandung festzustellen, aber es werden stets nur, wie dies bei Sida crystallina der Fall ist, besonders günstige Verhältnisse einen weiteren Einblick in das Werden und Wesen des winzigen Gebildes gestatten.

Angesichts der Einfachheit der anzuwendenden Methode und der Häufigkeit von Sida crystallina dürfte sich das Winterei

---

1) Vergl. das Flemming'sche Referat in den Merkel-Bonnet'schen „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte 1891".

2) Vergl. die neuerdings erschienenen Arbeiten: von Wasielewsky, Die Keimzone in den Genitalschläuchen von Ascaris megalocephala (Arch. f. mikr. Anat. 41. Bd. 1893); Brauer, Zur Kenntniss der Herkunft des Centrosomas (Biol. Centralbl. 13. Bd. 1893).

derselben als schönes Schulobjekt für die Darstellung der Centrosomen empfehlen. Die Sida kommt in grossen, klaren Seen und auch in fliessendem Wasser vor. Sie ist keine pelagische Form, sondern lebt am Ufer bis zu einer Tiefe von ein bis zwei Metern, hauptsächlich über Wiesen von Scirpus acicularis und in dünnen Schilfbeständen. Interessant ist die in hiesiger Gegend, sowohl im Titisee — einem grösseren Seebecken am Feldberg mit moorigem Untergrund —, als auch in einem Rheinarm bei Alt-Breisach, von mir seit mehreren Jahren beobachtete Erscheinung, dass Sida crystallina in der Zeit ihres Auftretens und bezüglich ihres Aufenthalts stets genau übereinstimmt mit den grünen Gallertkugeln eines koloniebildenden Infusoriums, Ophrydium versatile. Wenn an den genannten Orten Ophrydium vorkommt, so dürfen wir hier sicher sein, auch Sida zu finden. Vielleicht ist die Anwesenheit der grünen Ophrydienkugeln der sehr sauerstoffbedürftigen Sida — sie hält die Gefangenschaft nur sehr kurz aus — von besonderem Vortheil.

Es sei noch bemerkt, das die Eiablage, d. h. der Austritt der Eier in den Brutraum, in den Abendstunden stattfindet, und dass die Produktion von Wintereiern in unseren Gegenden im Spätherbst, von Mitte Oktober an, vor sich geht (vergl. Weismann's Naturgeschichte der Daphnoiden).

Die vorstehenden Angaben dürften genügen, um die Beschaffung eines zweckdienlichen Materials zu ermöglichen.

Freiburg im Brsg. den 7. Juni 1893.

Ueber die Structur des Pleuroperitoneal- und Gefässepithels (Endothels) [1].

Von

Dr. med. **A. Kolossow,**
Prosector der Histologie an der Universität zu Moskau.

Hierzu Tafel XXII.

Die Pleuroperitonealhöhle, die Blut- und Lymphgefässe sind, wie bekannt, mit einschichtigem Plattenepithel ausgekleidet, das neben dem einschichtigen Zellüberzuge anderer verschlossenen Körperhöhlen den Namen eines unechten Epithels oder Endothels führt. Diese Benennung, die schon in den sechziger Jahren von His vorgeschlagen war, ist in der Wissenschaft noch bis zum heutigen Tage beibehalten worden, wenigstens für die Zellüberzüge, die sich aus dem Parablast entwickeln, zu denen auch das uns interessirende Gefässepithel gehört. Was das Pleuroperitonealepithel anbelangt, so halten dasselbe einige Forscher für echtes Epithel, da es mit dem letzteren nicht nur eine gemeinschaftliche archiblastische Herkunft hat, sondern ihm auch nach seinen Formeigenschaften nahe steht, wie es die Erforschungen von Tourneux et Herrmann [2], Neumann [3], Waldeyer [4], Paladino [5] und Anderen aufweisen. Nichts desto weniger

1) Eine ausführliche Mittheilung über diese Arbeit ist von mir am 27. Januar 1892 in der Jahressitzung der Physiko-medicinischen Gesellschaft an der Universität zu Moskau gemacht worden (s. „Arbeiten" dieser Gesellschaft, No. 1, Januar-Februar 1892), und eine vorläufige Mittheilung darüber ist im Biol. Centralbl. 1892, No. 3 gedruckt worden. Bisher war es nach Umständen nicht möglich, die ganze Arbeit (mit Abbildungen) in deutscher Sprache drucken zu lassen. In dieser Publication ist der historische Theil nach Möglichkeit kurz gefasst, in der Schilderung der eigenen Beobachtungen sind einige Veränderungen und Ergänzungen gemacht worden.

2) Journal de l'anat. 1876. p. 199, 386.

3) Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. XI. p. 354.

4) „Archiblast und Parablast" (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXII).

5) Archives italiennes de biologie T. III. 1883. p. 43.

halten dasselbe andere Forscher (Klein[1]), Deckhuyzen[2]), Ranvier[3]) etc.) für Endothel. Solche Meinungsverschiedenheit besteht offenbar deshalb, weil das Pleuroperitonealepithel, ungeachtet seiner archiblastischen Herkunft, abgesehen von einigen localen Eigenthümlichkeiten seines Baues (das Vorhandensein echter oder rudimentärer Flimmercilien an seinen Elementen, bedeutende Höhe der Zellen etc.), die dasselbe dem echten Epithel nähern, vom parablastischen Epithel und im Einzelnen vom Epithel des Gefässsystems nicht zu unterscheiden ist, um so mehr, da auch dieses letztere, nach v. Beneden's[4]) Beobachtungen von morphologischer Seite vom echten Epithel nicht scharf abgesondert werden kann.

Dass das Gefässepithel und das Pleuroperitonealepithel als echte Epithelien festzustellen sind und damit zu beweisen, dass die verschiedene Herkunft des epithelialen Gewebes uns nicht berechtigt dasselbe in zwei verschiedene Gruppen einzutheilen, ist nur durch Feststellung der Structur der genannten Epithelien möglich, wenn man zeigen kann, dass sich das Pleuroperitoneal- und das Gefässepithel vom echten Epithel morphologisch wesentlich nicht unterscheiden, dass sie mit dem letzteren nach einem gemeinschaftlichen Plane aufgebaut seien. — Die Aufdeckung der Structur beider Epithelien ist von grossem Interesse, da sie nicht nur zur Erledigung der Frage über die Existenz eines unechten Epithels — einer Mitte zwischen echtem Epithel und Bindegewebe — sondern auch zur Erledigung anderer nicht minder wichtiger Fragen der Biologie nothwendig ist. Ich meine die Frage über die Beziehung der Pleuroperitonealhöhle zum Lymphgefässsystem, erstens, und zweitens — über die nächsten Ursachen der Auswanderung der Leukocyten und des Durchtritts (Diapedesis) farbiger Blutelemente bei Blutcirculationsstörungen. Diese beiden Fragen sind in der Wissenschaft vor vielen Jahren entstanden, bleiben aber noch heutigen Tages unerledigt, was

---

1) „Grundzüge der Histologie." Leipzig 1886.

2) Verhandlungen des X. intern. medic. Congresses. Berlin 1891. Bd. II, 1. Abth., S. 4.

3) Traité technique d'histologie.

4) v. Beneden fand (Arch. de biologie, T. I, S. 486), dass bei Fledermäusen das Epithel in der A. uterina nicht aus platten, sondern aus hohen in mehrere Schichten gelagerten Zellen aufgebaut sind.

direct auf die Unvollkommenheit unserer Kenntnisse von dem feinen Baue des Pleuroperitoneal- und des Gefässepithels hinweist. Diese Unvollkommenheit nach Kräften zu beseitigen stellte ich mir zur Aufgabe. Da das Pleuroperitonealepithel, wie oben gesagt, von einigen Forschern als echtes Epithel, von anderen als Endothel bezeichnet wird, werde ich weiter, um die Verwechselung der Termina „Epithel" und „Endothel" zu vermeiden, dasselbe ebenso wie das parablastische Gefässepithel(endothel) als Endothel bezeichnen.

Bis jetzt wurden das Pleuroperitoneal- und das Gefässendothel (abgesehen von einigen localen Eigenthümlichkeiten des Baues des ersteren) als aus einer Schichte ganz platter, durchsichtiger Zellen mit fast homogenem Protoplasma aufgebaut beschrieben, in welchem die zarte Feinkörnigkeit (Protoplasma in strengem Sinne) nur in der Nähe des Zellkernes zu bemerken ist. An verschiedenen Stellen der Pleuroperitonealhöhle und des Gefässsystems besitzen diese Zellen, die eher platten Bindegewebszellen als Epithelzellen ähnlich sind, verschiedene Contouren — unregelmässig polygonale, spindelförmige u. s. w., aber wie die Configuration derselben auch wäre, sie sind überall so angeordnet, dass eine jede derselben von allen Seiten von den ihr anliegenden Rändern der benachbarten Elemente begrenzt wird. Die Grenzen zwischen ihnen, die bei Untersuchung des frischen ohne Reagentien bearbeiteten Gewebes vollkommen unbemerkbar sind, treten in versilberten Präparaten des Endothels scharf als ein Flächennetz gleichmässig feiner schwarzer Linien hervor, wobei die Maschen dieses Netzes (die Zellen selbst) bei Silberbehandlung ungefärbt bleiben. Die schwarzen intercellulären Linien pflegt man von jeher für den Ausdruck eines dünnen intercellulären besonderen Kittes, oder Cements (Kittsubstanz) zu halten, der den Zusammenhang der Endothelstructurelemente bedingen soll. Die organische Art des Zusammenhanges mittelst Intercellularbrücken, welche einigen echten Epithelien eigen ist, blieb im Pleuroperitoneal- und im Gefässendothel noch unbekannt. — Ueber die Eigenschaften des hypothetischen Cements ist nur das bekannt, dass es die Fähigkeit besitzt, Silberlösungen zu reduciren und deshalb an versilberten Endothelpräparaten schwarz gefärbt erscheint. Auf Grund einer solchen Fähigkeit vermuthet man, dass die Kittsubstanz ein Albuminstoff sei, wel-

cher in Berührung mit Silberlösung ein vom Lichte schwarz werdendes Albuminat giebt. Weiter denkt man, dass ihre Consistenz eine halbflüssige oder sogar flüssige sei, da sie sowohl für lösliche Stoffe, als auch für feste in Flüssigkeit suspendirte Theilchen durchgängig ist.

Aus den oben beschriebenen platten, durchsichtigen Zellen ist auf der ganzen Strecke das Gefässendothel aufgebaut; im Pleuroperitonealendothel erscheinen sie als hauptsächliches, aber nicht als einziges Structurelement. Auf Grund der Erforschungen von Dybkowsky[1]), Ludwig und Schweigger-Seidel[2]) und besonders Klein[3]) ist festgestellt worden, dass beim Menschen und Säugethieren in diesem Endothel noch kleine unregelmässig rundliche oder polyëdrische protoplasmareiche Zellen vorhanden sind. Sie werden stets zwischen den gewöhnlichen platten Zellen einzeln oder in grossen oder kleinen Gruppen an der Abdominalfläche des Diaphragma, am Omentum majus, Mediastinum pleurae, der Tunica vaginalis testis und an anderen Orten angetroffen. In pathologischen Zuständen (chronische Entzündungen etc.) vermehrt sich nach Klein's Beobachtungen ihre Zahl und die Häufigkeit ihres Vorkommens. Klein nennt sie „endotheliale Keimzellen". Diese Keimzellen fand er auch im Pleuroperitonealendothel des Frosches im Mesogastrium, Mesenterium und Septum cisternae. Ranvier[4]) hält diese kleinen Zellen für Leukocyten, wenigstens diejenigen von ihnen, welche sich im Endothelüberzuge des Mesenterium und des Septum cisternae beim Frosche befinden, sowohl die Gruppen derselben an der Abdominaloberfläche des Kaninchendiaphragmas, wo sie (d. h. die Leukocyten) nach seiner Behauptung in den Oeffnungen der lymphatischen Brunnen oder Kanäle liegen, die die Bauchhöhle mit dem Lymphgefässsystem, namentlich mit dem Lumen der lymphatischen Spalten des Diaphragmas verbinden und leicht ihren Sitz ändern — in die Bauchhöhle und in die lymphatischen Kanäle gerathen können, wobei sie die Lymphöffnung völlig frei lassen. — Tourneux et Herrmann[5]) halten es

1) Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. 1866. S. 40.

2) Ebendas. 1867. S. 174.

3) Grundzüge der Histologie. Leipzig 1886. — Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresber. Bd. III, 1. Hälfte, S. 129.

4) l. c. 5) l. c.

dagegen für unmöglich, die erwähnten kleinen Zellen (les cellules protoplasmatiques) mit Leukocyten zu verwechseln, da sich dieselben von den letzteren durch ihren ovoiden oder kugelförmigen Kern, der mit einem glänzenden Kernkörperchen versehen ist, unterscheiden, was für die Elemente des Endothels (Epithels) charakteristisch ist. Tourneux et Herrmann schreiben diesen Zellen eine besondere Bedeutung zu, sehen die Gruppen derselben als Bildungscentren (les centres de formation) für die gewöhnlichen platten Endothelzellen an. Die lymphatischen Brunnen Ranvier's, die mit einem beweglichen Pfropfen aus scheinbaren Leukocyten zugedeckt sind, sind nach ihren Untersuchungen nichts anderes, als Vertiefungen im serösen Ueberzuge der Abdominalfläche des Diaphragmas, welche mit kleinen Endothelelementen ausgekleidet sind, die am Boden dieser Vertiefungen auch im Gewebe der serösen Haut als kleine Häufchen liegen; letztere verdanken ihr Dasein der Proliferation dieser kleinen Endothelzellen. Die erwähnten Vertiefungen öffnen sich niemals in das Lumen der lymphatischen Spalten. An versilberten Präparaten kann man sich anschaulich davon überzeugen, dass das Endothel der Lymphspalten an jenen Stellen ohne Unterbrechung weiterzieht, wo über den Spalten im serösen Ueberzuge des Diaphragmas Vertiefungen (scheinbare Brunnen) vorhanden sind.

Die Frage darüber, wie sich zu den Lymphgefässen die Pleuroperitonealhöhle verhalte, ob dieselbe mit den ersteren in Verbindung stehe oder nicht, ob in ihrem Zellüberzuge irgend welche Oeffnungen vorhanden seien oder sie ganz geschlossen sei, — diese Frage, die von v. Recklinghausen[1]) im Jahre 1862 angeregt worden, ist bis zum heutigen Tage unerledigt geblieben. Während einige Forscher (Recklinghausen, Oedmansson[2]), Dybkowsky[3]), Ludwig u. Schweigger-Seidel[4]), Toldt[5]), Klein[6]) u. A.) sich stützend einer-

1) Virchow's Archiv. Bd. 26. S. 172.
2) Ebendas. Bd. 28. S. 361.
3) l. c.
4) l. c.
5) Lehrbuch der Gewebelehre. 3. Aufl. 1888.
6) Hofmann's u. Schwalbe's Jahresber. Bd. III, 1. Hälfte, S. 129. Ebendas. Bd. IV. S. 152. — Grundzüge der Histologie. Leipzig 1886. —

seits auf Versuche mit Resorption feinzertheilter fester in Flüssigkeit suspendirter Partikelchen aus der Pleuroperitonealhöhle in das Lymphgefässsystem, anderseits — an den versilberten Präparaten des Pleuroperitonealendothels, in demselben (hauptsächlich im Zellüberzuge der Pleura, der Abdominalfläche des Diaphragmas, des Omentum majus) die Existenz präformirter Oeffnungen anerkennen, mittelst deren die erwähnte Höhle in offenem Zusammenhange mit dem Lymphgefässsystem steht, halten dagegen andere Forscher (Afanassiew[1]), Walter[2]), Tourneux et Herrmann[3]), Foa[4]) etc.) den Zellüberzug dieser Höhle für geschlossen; Stomata verschiedener Art, welche in demselben an versilberten Präparaten als schwarze Fleckchen oder schwarze Ringe mit heller Mitte erscheinen, die längs den mit Silber imprägnirten intercellulären Zwischenschichten des Cements [diese Figuren sind zum ersten Male ausführlich von Oedmansson (l. c.) beschrieben worden] eingestellt sind, sind nach ihrer Ansicht nichts als ein Kunstproduct, das von der Versilberungsmethode selbst abhängig ist. Tourneux et Herrmann wollen die Anwesenheit irgend welcher Stomata im Zellüberzuge der Pleuroperitonealhöhle nicht anerkennen. Die versilberten Figuren, welche für Oeffnungen gehalten werden, erscheinen ihrer Meinung nach infolge ungleichmässiger Vertheilung der serösen Flüssigkeit auf der Oberfläche des Endothels (Epithels). Diese Figuren kommen in desto geringerer Anzahl vor, je sorgfältiger man die Oberfläche der serösen Haut vor der Silberbehandlung mit destillirtem Wasser abwäscht. Sie können keine Beziehung zur Resorption der festen Theilchen aus den serösen Höhlen in das Lymphgefässsystem haben, da sie auch an jenen Stellen angetroffen werden, wo eine Resorption niemals stattfindet, z. B. auf der Pleuralseite des Diaphragmas. Schweigger-Seidel u. Dogiel[5]) haben Stomata besonderer Art, namentlich durch und durch gehende Löcher im Septum cysternae

---

Centralbl. f. die medic. Wissensch. 1872, No. 2, 3, 4 (Klein u. Burdon Sanderson).

1) Virchow's Archiv. Bd. 44. S. 37.

2) Beitr. z. Anat. u. Histol., herausgeg. v. Landzert 1872. S. 76.

3) l. c.

4) Virchow's Archiv. Bd. 65. S. 284.

5) Arbeiten aus der physiol. Anstalt zu Leipzig. 1866. S. 68.

lymphaticae magnae beim Frosche aufgefunden und sahen in dieser Thatsache einen directen Beweis für die Angabe v. Recklinghausen's, dass die Bauchhöhle in offener Verbindung mit dem Lymphgefässsystem steht, sie erscheint so zu sagen als Fortsetzung des letzteren. Doch auch diese Stomata, die von Klein und einigen anderen Forschern anerkannt werden, existiren nach Tourneux'[1]) Untersuchungen, welche von ihm selbst und später zusammen mit Herrmann[2]) geprüft worden sind, in Wirklichkeit nicht, anstatt derselben giebt es Einsenkungen an der Peritonealfläche der Membran, welche das Aussehen abgestumpfter, mit der Spitze nach unten gewendeter Kegel haben. Die Wand dieser Einsenkungen ist mit den Enden der anliegenden radiär angeordneten platten Endothelelementen ausgekleidet, und ihr Boden ist mit kleinen protoplasmatischen Endothelzellen besetzt; zwischen diesen letzteren und dem Endothelüberzuge der Lymphoberfläche der Membran ist es zuweilen möglich, die Gegenwart einer Schicht Bindegewebes zu constatiren. Durch und durch gehende Löcher giebt es in der Membran nicht; Bilder, die die Löcher simuliren, sind nur dann zu sehen, wenn bei der Präparation die kleinen, am Boden der Einsenkungen liegenden Zellen entfernt werden. Stellt man die untere Fläche der versilberten Membran bei der mikroskopischen Untersuchung in den Focus, so ist es leicht zu sehen, dass der Endothelüberzug auch dieser Oberfläche der Membran an der Stelle der scheinbaren Stomata ohne Unterbrechung weiter zieht.

Auch Foa (l. c.) hat keine Oeffnungen im Septum cisternae gefunden. Nach seinen Erforschungen giebt es Löcher nur im Grundbindegewebe der Membran, und der Endothelüberzug derselben bleibt an beiden Oberflächen ohne Unterbrechung. Zu demselben Resultate ist auch Lawdowsky[3]) gekommen.

Noch mehr widersprechende Data, Ansichten und Voraussetzungen giebt es in der Literatur über die Stomata des Gefässendothels. Für den Ausdruck derselben hat man dieselben schwarzen Fleckchen und Ringe gehalten, die zum ersten Male von Oedmansson

1) Journal de l'anatomie. 1874. p. 67.

2) l. c.

3) Grundzüge d. mikrosk. Anat., herausgeg. unter Redaction von Owsijannikow u. Lawdowsky. St. Petersburg. 1887. S. 294.

an versilberten Präparaten des Pleuroperitonealendothels beschrieben worden sind. In den Lymphgefässen sind sie zum ersten Male von His[1]) aufgefunden worden, in den Blutgefässen (Capillaren, kleinen Arterien und Venen) von Cohnheim[2]), der sie in Zusammenhang mit der Durchgängigkeit der Gefässwandungen für die Formelemente des Blutes bei Blutcirculationsstörungen brachte. — Cohnheim's Angabe, dass in der Wandung der Gefässe, wenigstens im Endothel, präformirte Oeffnungen vorhanden wären, welche a priori in directer Beziehung zur Auswanderung der Leukocyten und zum Durchtritt rother Blutkörperchen stehen müssen, hat eine ganze Reihe prüfender Untersuchungen von Seiten anderer Forscher hervorgerufen. — Arnold, der sich besonders viel mit der Frage über die Stomata beschäftigt hat, ist anfangs zu demselben Schlusse, wie auch Cohnheim, gelangt. In seinen ersten Arbeiten[3]) behauptet er, dass in der Kittsubstanz zwischen den Endothelzellen in Capillaren und kleinen Venen (theilweise in kleinen Arterien), sowie auch in Lymphgefässen präformirte Oeffnungen oder, wie er sie nennt, Stigmata vorhanden wären, die durch Imprägnation des Endothels mit Silber sichtbar werden. Bei normalen Verhältnissen sind sie sehr klein und erscheinen deshalb an versilberten Präparaten gewöhnlich als punktförmige schwarze Fleckchen oder haben das Aussehen schwarzer Kreise von etwas bedeutenderer Grösse, zuweilen mit einer hellen Mitte[4]), welche hier und da, nicht überall in gleicher Anzahl auf der Bahn der intercellulären Kittlinien sich vorfinden; bei Blutcirculationsstörungen (Entzündung, venöse Stauung) vergrössert sich mehr oder minder ihr Diameter, wobei sich einige, besonders bei venöser Stauung, so erweitern, dass durch dieselben farbige Blutkörperchen hindurchtreten können und in Wirklichkeit hindurchtreten. Die so stark erweiterten Stigmata, die an versilberten Präparaten das Aussehen verhältnissmässig grosser schwarzer Ringe mit

---

1) Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. 13. S. 455.

2) Virchow's Archiv. Bd. 40. S. 52.

3) Virchow's Arch. Bd. 58. S. 203; Bd. 62. S. 487; Bd. 62. S. 157.

4) Nach Arnold's Beobachtungen kommen die kleinen hellen Figuren mit schwarzem Rande nur bei Anwendung schwacher Silberlösungen vor, nimmt man aber stärkere Lösungen, so erhalten die Stigmata eine diffuse mehr oder minder intensive Färbung.

heller Mitte haben, nennt Arnold Stomata. Auf Grund seiner Erforschungen ist er zu der Ueberzeugung gekommen, dass die Stigmata in directer Beziehung zur Auswanderung der Leukocyten und dem Durchtritte farbiger Blutkörperchen stehen, dass sowohl diese als auch jene Elemente aus den Gefässen durch fertige Oeffnungen heraustreten. Nach seinen Beobachtungen bei Blutcirculationsstörungen vergrössern sich nicht nur die Dimensionen der Stigmata, sondern auch die Zahl derselben. Die Ursache einer solchen Abweichung von der Norm will er in der Auflockerung und Erweiterung des flüssigen oder äusserst zähweichen, die Endothelzellen zusammenkittenden Cements sehen, was seinerseits wahrscheinlich von der Veränderung in der Spannung der Gefässwandungen, vom erhöhten Seitendruck des Blutes abhängt. Auf die Auflockerung und Erweiterung der Kittsubstanz weist, Arnold's Meinung nach, jener Umstand hin, dass man bei Imprägnation des Endothels entzündeter Gefässe mit Silber anstatt der normalen feinen intercellulären Linien etwas breitere und weniger glatte Linien erhält, die zuweilen aussehen, als ob sie aus einer Reihe von Körnern bestünden. In seinen späteren Arbeiten[1]) schreibt Arnold den Stigmata die frühere Bedeutung nicht mehr zu, hält sie nicht für präformirte Bildungen, sagt, dass sie unter normalen Verhältnissen höchst unbeständig vorkommen, auch ganz fehlen können. Solche Unbeständigkeit derselben erklärt er damit, dass sie keine präformirte Oeffnungen vorstellen, sondern nichts Anderes sind, als locale Erweiterungen der Kittsubstanz, die bei unbedeutenden Spannungen der Gefässwandung entstehen können. Anderseits ist auch das möglich, dass hier und da unter normalen Verhältnissen die farbigen und farblosen Blutkörperchen aus den Gefässen heraustreten und die Spuren des Durchtritts derselben zwischen den Endothelzellen bei der Silberimprägnation als punktförmige schwarze Fleckchen (Stigmata) erscheinen. Als wirkliche Oeffnungen können nur die schwarzen Ringe — Stomata — gelten, welche sich, wie oben gesagt, aus den Stigmata bei Circulationsstörungen bilden.

Während Arnold und noch einige Forscher, z. B. Thoma[2])

1) Virchow's Archiv Bd. 66. S. 77; Bd. 74. S. 245.

2) Die Ueberwanderung farbloser Blutkörper von dem Blut- in das Lymphgefässsystem. Heidelberg 1873.

behaupteten, dass die versilberten Fleckchen als Ausdruck der Oeffnungen erscheinen, kamen Andere zu dem Schlusse, dass diese Fleckchen — Stigmata — zufällige Bildungen sind, — ein Product der Silberungsmethode selbst, da sie bei gehöriger Anwendung dieser Methode entweder gar nicht, oder in sehr geringerer Anzahl vorkommen. So hat Alferow[1]), welcher bei der Imprägnation anstatt Argentum nitricum Verbindungen des Silbers mit organischen Säuren (Pikrin-Milch-Citronen-Essigsäure) anwendete, keine Spur von ihnen erhalten.

Nach Ranvier's Behauptung (l. c.) „kommen die etwaigen Stomata (Fleckchen), welche von den an den Wandungen der Capillaren anhaftenden Silberalbuminatkörnern gebildet werden, viel seltener oder gar nicht vor, wenn man vor der Behandlung mit Silber das Blut mittelst destillirten Wassers entfernt“[2]). Echte unabwaschbare Stomata sind nur in veränderten Gefässen zu sehen, durch deren Wandung Leukocyten durchgegangen sind. Die Stomata entstehen namentlich vermöge dieser letzteren, doch von einer Präexistenz derselben ist keine Rede. Pourves[3]), Foa[4]), Tarchanow[5]), Lawdowsky[6])[7]) sind auch zu der Ueberzeugung gekommen, dass im Gefässendothel keine präformirten Oeffnungen existiren. Lawdowsky lässt in demselben nur sich zeitweilig bildende Oeffnungen zu, welche von den Leukocyten veranlasst werden und sich später, nach dem Durchgange der letzteren durch die Gefässwandung, schliessen. Die punktförmigen schwarzen Fleckchen (Stigmata) hält er für „einfache Bodensätze, die vom Silber, das mit dem Albumin der die Gefässwandungen bedeckenden Flüssigkeit verbunden ist, herrühren. „Wäscht man“, sagt er, „diese Albuminflüssigkeit mit destillirtem

1) Archives de physiologie. 1874. p. 694.

2) Das Erscheinen schwarzer Fleckchen an versilberten Präparaten des Pleuroperitonealedothels ist nach Ranvier's Versicherung leicht zu vermeiden, wenn man vor der Silberbehandlung die Oberfläche der serösen Haut mit destillirtem Wasser abwäscht.

3) Centralbl. f. die medic. Wissensch. 1874. No. 41.

4) l. c.

5) Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft d. Naturforscher. 1876. Bd. VII.

6) Arbeiten d. Gesellsch. d. russischen Aerzte in St. Petersburg. 1880—1881. S. 276.

7) Milit.-medic. Journal. 1883. S. 303.

Wasser ab, wie das Ranvier thut, ehe die Silberbehandlung beginnt, so werden gar keine Punkte oder „Mündungen" zum Vorschein kommen; sollten dieselben aber vorhanden sein, so wäre ihre Anzahl eine sehr geringe".

Dieselbe Meinung über die Natur der Fleckchen äussert auch Hoyer[1]), welcher seine Methode der Silberbehandlung vorschlägt, die nach seinen Worten ihr Erscheinen verhindert. Er empfiehlt, die Gefässe mit einer schwachen Lösung von Argentum nitricum nebst Ammoniak zu injiciren. — Auch Klein[2]) hält die Stomata und Stigmata für eine abnorme Erscheinung, doch die Ursache ihrer Bildung schreibt er nicht den Leukocyten, sondern der übermässigen Ausdehnung der Gefässwandung zu. Er sagt: „Wenn die Capillaren, wie bei der Entzündung, abnorm ausgedehnt oder anderweitig geschädigt werden, muss die zwischen den Endothelzellen liegende Kittsubstanz zuerst nachgeben. So entstehen in ihm jene kleinen Löcher oder Stigmata, die sich bald zu Stomata vergrössern. Der Durchtritt rother Blutkörperchen (Diapedesis) und die Auswanderung weisser Körperchen erfolgt an unverletzten Capillaren und kleinen Venen bei der Entzündung durch diese Stigmata und Stomata".

Subbotin[3]) will dagegen keine Stigmata und Stomata — weder nur in normalen, noch in pathologisch veränderten (entzündeten) Gefässen anerkennen. Alle die von Arnold als Stigmata und Stomata beschriebenen versilberten Figuren „muss man" nach seiner Meinung „für ein Kunstproduct halten, das vom Eigensinn des Reagens und von der Art seiner Anwendung abhängig ist". Um die Auswanderung der Leukocyten zu erklären, ist es nothwendig, Oeffnungen im Endothel zuzulassen, aber diese Oeffnungen müssen ganz anderer Art sein, als die von Cohnheim und Arnold beschriebenen. Subbotin versichert, dass in entzündeten Gefässen die Ränder der Endothelzellen nicht gegen einander stossen, sondern dass der eine hinter den anderen trete. Nach seiner Ueberzeugung sind auch in normalen Gefässen die Endothelelemente so angeordnet, wie in entzündeten, doch hier bemerken wir nicht solche Anordnung wegen

1) Grundzüge d. mikrosk. Anat. St. Petersb. 1887—1888. S. 403.
2) Grundzüge der Histologie. S. 98.
3) Internationale Klinik. St. Petersburg. 1882. No. 12. S. 1.

der unbedeutenden Dicke der Zellränder. In beiden Fällen bemerken wir auch die Anostomosen „zwischen den Zellen durch protoplasmatische Fortsätze nicht; die letzteren verbinden die auf einander liegenden Ränder der Zellen und sind so fein, dass man sie mit den gegenwärtigen Mikroskopen nicht erkennen kann. Durch die Zwischenräume zwischen diesen unsichtbaren Anastomosen treten, nach Subbotin's Ansicht, die Leukocyten aus den Gefässen heraus, wobei die activen Bewegungen derselben durchaus keine Rolle spielen. Sie treten deshalb heraus, weil sie aus dem Inneren des Gefässes zwischen die Endothelzellen durch die Kraft des Seitendruckes des Blutes hineingepresst, und von aussen zu gleicher Zeit von den Lymphgefässen angezogen werden.

Das Aufeinanderliegen der Zellenränder, von dem Subbotin spricht, ist bis jetzt von keinem Forscher im normalen Gefässendothel constatirt worden. Lawdowsky (l. c.), der sich speciell für diese Frage interessirte, bestätigt Subbotin's Beobachtungen auch in Bezug auf das Endothel der entzündeten Gefässe nicht. Eine einzige Ausnahme von der allgemeinen Regel, wonach die Elemente, und dazu nicht die des Gefässendothels, sondern die des Pleuroperitonealendothels, einander mit ihren schmalen Enden bedecken, stellt nach Lawdowsky's Ermittelungen das Omentum majus dar. Was die Anastomosen anbelangt, die Subbotin zulässt, so sagt Lawdowsky, dass sie „nicht existiren und auch nicht existiren können". „Wir haben sogar keine Ursache", schreibt er, „vorauszusetzen, dass sich die Zellen des Gefässendothels untereinander durch Anastomosen, Fortsätze u. s. w. verbinden könnten, wie das bei den Zellen in der Epithelschicht der Haut der Fall ist. Das Endothel ist noch lange kein Epithel." Präformirte Oeffnungen in dem Gefässendothel will, wie oben erwähnt, Lawdowsky nicht anerkennen.

Uebereinstimmend mit Binz und vielen anderen Forschern behauptet er, dass die Leukocyten vermöge ihrer Fähigkeit zu activen Bewegungen aus den Gefässen auswandern, dass sie nicht durch fertige Oeffnungen hindurchtreten, sondern sich selbst den Weg in den intercellulären Zwischenschichten der Kittsubstanz bahnen. Wie Lawdowsky behauptet, besitzen die Leukocyten eine sehr grosse Kraft — sie können sogar die mehr als sie selbst compacten, farbigen Blutkörperchen durchbohren.

Andere Forscher mit Cohnheim[1] an der Spitze, behaupten dagegen, dass die activen Bewegungen der Leukocyten bei ihrer Auswanderung gar keine Rolle spielen können, da dieser Process aufhört, wenn man die das Blut zuführende Arterie abbindet. Als Ursache der Auswanderung der Leukocyten und des Durchtritts der farbigen Blutelemente nehmen sie erstens die moleculären Veränderungen der Gefässwandungen und zweitens — den Seitendruck des Blutes an. Ueberhaupt bleiben gegenwärtig die Ursachen der Durchgängigkeit der Gefässwandungen für die Formelemente des Blutes bei Circulationsstörungen unaufgeklärt, gleich wie die Natur der versilberten Fleckchen (Stigmata), welche von der Mehrzahl der Forscher für Kunstproducte gehalten werden. Nur Toldt[2] ist anderer Meinung: „Unter bis jetzt unbekannten Umständen", schreibt er, „treten manchmal, selbst bei sorgfältigstem Vorgehen da und dort in den Silberlinien schwarze kreisrunde Punkte in grösserer oder geringerer Anzahl hervor, deren Bedeutung völlig unklar ist". Toldt meint, dass sie den localen Verdickungen der Kittsubstanz entsprechen.

Eine solche auf Vermuthung begründete Voraussetzung erklärt selbstverständlich weder die regelmässige runde oder ovale Form dieser Verdickungen (nach Meinung Anderer, Anhäufungen), noch die Ursachen ihrer Erscheinung. Freilich ist es noch schwerer, die kleinen Kreise mit heller Mitte (Ringe), welche neben den Fleckchen im versilberten Endothel normaler Gefässe vorkommen (Cohnheim, Arnold, Thoma), durch Anhäufungen oder Verdickungen der Kittsubstanz oder durch Silberniederschläge zu erklären. Klein's Erklärung, dass jene und andere Figuren, wie auch verhältnissmässig grosse Ringe (Arnold's Stomata), so wie bei Entzündung, bei jeder übermässigen Ausdehnung des subendothelialen Gewebes (der Gefässwandung) in Folge davon entstehen, dass die zwischen den Zellen liegende Kittsubstanz an manchen Stellen nachgiebt, — eine solche Erklärung erklärt gar nichts; bei gleichmässiger Ausdehnung des mit Endothel bedeckten Gewebes kann das flüssige oder halbflüssige Cement nur mehr oder weniger gleichmässig auf der

1) Vorlesungen über allgemeine Pathologie. 1877.
2) l. c. S. 355, unten.

ganzen Strecke zwischen den Zellenrändern nachgeben, doch auf keine Weise nur an einigen Stellen. Vorauszusetzen, dass die Löcher in der Kittsubstanz in Folge ihrer Auflockerung erscheinen, wie das Arnold thut, ist gar kein Grund vorhanden, — die ausserordentlich zähweiche Substanz oder die Flüssigkeit könnte sich schwerlich auflockern, und dazu nur an einigen Punkten und nicht überall. Endlich die Leukocyten der Durchlöcherung zu beschuldigen, die versilberten Fleckchen und Ringe für Spuren, welche von ihnen nach dem Durchgange durch das Gefässendothel zurückgelassen worden sind, zu halten, ist auch nicht thunlich, da diese Figuren in grosser Menge nicht nur bei Entzündung, sondern auch bei venöser Stauung zu sehen sind, wenn nur die zu activen Bewegungen unfähigen farbigen Blutkörperchen heraustreten, die Leukocyten aber gar nicht oder in sehr geringer Anzahl zum Vorschein kommen (Cohnheim, Arnold, Binz u. A.). Nicht selten sind sie auch im versilberten Endothel der Aorta sichtbar (Key-Aberg[1]), aus der die Leukocyten in keinem Falle auswandern.

Aus alledem, was bis jetzt über die Frage über Stomata und Stigmata des Gefässendothels und über die mit ihnen identischen Bildungen des Pleuroperitonealendothels (welche Oedmansson geschildert hat) geschrieben worden ist, können wir nur einen Schluss ziehen, nämlich, dass bei Silberbehandlung des einen und des anderen Objectes höchst unbeständig und in ungleicher Anzahl verschiedener Grösse runde oder ovale, manchmal unregelmässiger Form schwarze Fleckchen und Ringe erscheinen, die hier und da in den intercellulären Linien sich vorfinden, häufiger an den Punkten, wo mehrere Zellen zusammentreffen (Cohnheim's Worte und Oedmansson's[2]) und Arnold's[3]) Abbildungen), als zwischen den Rändern von zwei benachbarten, im Pleuroperitonealendothel am häufigsten zwischen kleinen protoplasmatischen Elementen. Ihre Bedeutung und die nächsten Ursachen des unbeständigen, bei normalen Verhältnissen und des beständigen Erscheinens derselben bei pathologischen bleiben fast oder vielmehr ganz unbekannt.

Jetzt muss ich noch einige in der Literatur vorhandenen

1) Retzius, Biologische Untersuchungen. 1881. S. 27.
2) Virchow's Archiv. Bd. 28. Taf. VII.
3) Virchow's Arch. Bd. 58. Taf. V; Bd. 62. Taf. IX; Bd. 74. Taf. VII.

Hinweisungen der Autoren auf den complicirteren Bau und die Form der Zellen des Pleuroperitoneal- und des Gefässendothels erwähnen.

Tourneux[1]) hat im versilberten Bauchfellendothel bei Batrachiern in jeder Zelle zwei Schichten — eine oberflächliche homogene Platte und eine unter derselben liegende Anhäufung granulirten Protoplasmas mit Kern — beobachtet. Nach Einwirkung von Silberlösungen erhält der tieferliegende Theil eine braune Färbung, der oberflächliche bleibt fast ungefärbt.

Allein Tourneux's Angaben werden von Klein[2]) nicht bestätigt. Der letztere sagt, dass zwei Schichten an den Zellen des Pleuroperitonealendothels der Batrachier nicht vorhanden wären. Beim Triton sind nach seinen Untersuchungen die Elemente des Zellüberzuges am Mesenterium aus hyaliner Grundsubstanz aufgebaut, in welcher sich um den Kern feine netzartig angeordnete Fäden befinden, die an vielen Orten bis an das freie Ende der Zelle reichen. — Eine solche Structur der Zellen erwähnt Klein in seinen „Grundzügen der Histologie", indem er den Bau der gesammten einschichtiger Zellüberzüge, die unter dem Namen Endothel bekannt sind, beschreibt, das Gefäss- und das Pleuroperitonealendothel nicht ausgenommen. Die Autoren von anderen Lehrbüchern und anderen speciellen Arbeiten, die nach Klein's Mittheilungen erschienen sind, sprechen jedoch nicht von einem solchen Bau, weder des Pleuroperitoneal- noch des Gefässendothels. Eine complicirtere Form der Zellen des Pleuroperitonealendothels (-epithels) erwähnen Bizzozero e Salvioli[3]). Diese Forscher haben gefunden, dass die Endothelzellen an freien serösen Oberflächen keineswegs immer, wie allgemein angenommen, von einfach polygonaler Gestalt sind. Nicht selten ziehen von ihrer Peripherie oder von der unteren Fläche 2—5 μ lange Fortsätze hin, und namentlich sind diese so lang, dass sie den Durchmesser der Zelle selbst übertreffen oder sogar mehr als den doppelten Durchmesser derselben zeigen. Diese Fortsätze liegen entweder zwischen benachbarten Elementen, oder verlaufen unterhalb derselben, zwischen ihnen und dem darunter liegenden Gewebe.

1) l. c.

2) Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresber. Bd. VII, 1. Abth., S. 46.

3) Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresber. Bd. VI, 1. Abth., S. 138.

Hiermit beendige ich die Uebersicht dessen, was in letzterer Zeit über den Bau des archiblastischen Pleuroperitonealendothels (-epithels) und des parablastischen Gefässendothels bekannt gewesen war, bevor meine vorläufige Mittheilung über die gegenwärtige Arbeit (l. c.) und die etwas früher von Ranvier[1]) publicirte Mittheilung erschienen. Ranvier's Fund, der einen Theil von dem, was ich mit Hülfe einer anderen Untersuchungsmethode ausfindig gemacht habe, beschrieben hat, sowie einige Ermittelungen anderer Autoren werde ich etwas genauer bei der Schilderung der Ergebnisse meiner eigenen Arbeit besprechen, wozu ich jetzt komme.

Die Untersuchung der Structur des Pleuroperitonealendothels habe ich bei Wirbelthieren aller Klassen angestellt: von Säugethieren — bei dem Hunde, der Katze, dem Kaninchen, Meerschweinchen, der grauen und weissen Maus und Ratte, bei Igel, Eichhorn, Hamster und Iltis; von Vögeln — bei der Taube, dem Huhn und Habicht; von Reptilien — bei Lacerta agilis, viridis, Anguis fragilis und Emys europaea: von Amphibien — bei Rana esculenta und temporaria, der Kröte, bei Triton cristatus, Triton taeniatus, Salamandra, Axolotl; von Fischen — beim Barsch, Hecht und der Plötze. Dank der Gefälligkeit des Gehilfen des Oberarztes an dem Moskauer Findelhaus Dr. N. Jablokow, war es mir möglich, das zur Untersuchung erforderliche Material frischen Kinderleichen zu entnehmen. — Die Structur der Endothels der Blutgefässe habe ich hauptsächlich an den Gefässen der Gehirnhäute und den der serösen Häute und theils der Lungen (bei den Repräsententanten der Wirbelthiere aller Klassen) untersucht, den Bau des Endothels der Lymphgefässe — nur am Ductus thoracicus und an den persivasculären Scheiden im Mesenterium des Frosches.

Ich habe mir als Aufgabe gestellt, ausführlich die Structur des Pleuroperitonealendothels(-epithels) und des Gefässendothels zu erforschen, mit der Absicht zu bestimmen, ob eines vom anderen und ob beide morphologisch vom echten Epithel sich unterscheiden; im Einzelnen beabsichtige ich die Frage zu lösen, ob die Structurelemente des archiblastischen Pleuroperitonealendothels(-epithels) und des parablastischen Gefässendothels

1) Comptes rendus. CXII. 16. p. 842.

mittelst eines Cements zusammengekittet, oder ob dieselben, wie auch in vielen (vielleicht in allen) echten Epithelien, durch Anastomosen organisch unter einander verbunden wären. Solche Art ihres Zusammenhanges schien mir höchst wahrscheinlich, seitdem dieselbe im einschichtigen Plattenepithel, welches die hintere Fläche der Hornhaut bedeckt, nachgewiesen wurde (Ewetsky[1]), Swaen[2]), Smirnow[3]), Nuël et Cornil[4]) u. A.), und welches nach seinen Formmerkmalen lange Zeit für identisch mit Endothel gehalten wurde. Die fast vollkommene Unbekanntheit mit den näheren Ursachen der Erscheinung und zum Theil mit der Natur der versilberten Stomata und Stigmata wies gerade darauf hin, dass die Silberbehandlung die Details der Structur des Pleuroperitoneal- und des Gefässendothels nicht erläutert, dass in Wirklichkeit das eine sowie das andere viel complicirter gebaut sei als wir es uns denken, und dass nur die Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden, die vollständig zu ersetzen unsere besten Apochromate nicht im Stande sind, nicht erlaubt, eine complicirtere Structur derselben zu erkennen. Demgemäss war mein Hauptziel, eine entsprechende Untersuchungsmethode aufzufinden. Dank seiner anatomischen Lage an der Oberfläche der serösen Häute erwies sich das Pleuroperitonealendothel als ein Object, das zur Anwendung verschiedener Bearbeitungen und mikroskopischer Untersuchung im Allgemeinen sehr bequem ist, während die Untersuchung des Endothels der kleinen Gefässe, abgesehen von Capillaren, infolge der verborgenen Lage dieser Gefässe und der doppelt versteckten Lage ihres Endothels, in technischer Hinsicht viel mehr Schwierigkeiten darbot. Deshalb habe ich meine Arbeit mit der Untersuchung der Structur des Pleuroperitonealendothels(-epithels), als eines der bequemsten und einfachsten Objecte begonnen. Allein, bevor ich verschiedene neue Behandlungsmethoden zur Erläuterung der Structureinzelheiten dieses Endothels anwendete, versuchte ich mittelst einer schon lange bekannten Versilberungsmethode zu bestimmen, nach welchem Princip dasselbe gebaut sei. Ich urtheilte so: ist die allgemein anerkannte Meinung richtig, dass

1) Untersuch. aus d. pathol. Instit. zu Zürich. H. III. Leipzig 1871.
2) Bull. de l'acad. Royale de Biologie. 45. année, II. ser., T. XLII, p. 144.
3) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. Bd. VII, H. 8.
4) Archives de biologie. T. X, fasc. 2.

der Zusammenhang seiner Zellelemente durch die Anwesenheit zwischen letzteren von Zwischenschichten eines Cements, das eine flüssige oder halbflüssige Consistenz besitzt, bedingt wird, so müssen bei gleichmässiger Ausdehnung des subendothelialen Gewebes die Zellenränder unbedingt der ganzen Länge nach auseinandertreten, zwischen denselben müssen sich alsdann abnorm breite Zwischenräume bilden, an deren Stelle das Grundgewebe mit Cement bedeckt sein wird, das an seiner Oberfläche auseinandergeflossen ist. Demgemäss müssen an versilberten Präparaten von ausgedehntem Endothel anstatt der gewöhnlichen gleichmässig feinen schwarzen Linien mehr oder weniger breite schwarze Streifchen erscheinen. Sind aber die Zellen nicht aneinandergeklebt, sondern hängen sie organisch zusammen, so muss sich dieser Zusammenhang bei gewaltsamer Trennung derselben irgendwie äussern. Jedenfalls können auf dem versilberten Bilde des stark ausgedehnten Endothels Abweichungen von der Norm stattfinden, und diese Abweichungen müssen in einem ursächlichen Zusammenhange mit diesen oder jenen zwischen den Zellen vorkommenden Structurverhältnissen, mit der Art und Weise ihrer gegenseitigen Verbindung, stehen. Diese Abweichungen müssen entweder die allgemein anerkannte Meinung bestätigen, dass das Endothel aus einzelnen, ganz von einander gesonderten Zellindividuen aufgebaut ist, oder darauf hinweisen, dass seine Zellen Zwillinge sind, welche organisch untereinander verbunden sind, dass das Pleuroperitonealendothel, gleich vielen echten Epithelien, eine Zellencolonie darstellt. — Solch ein Gedanke diente mir gerade als Ausgangspunkt meiner Arbeit. Dem vorgezeichneten Plan folgend, musste ich zuerst auf Grund der versilberten Präparate des erwähnten Endothels jene Veränderungen bestimmen, welche in gegenseitigen Verhältnissen seiner Zellelemente bei gleichmässiger Ausdehnung des unterliegenden Gewebes, also bei gleichzeitiger Ausdehnung des Endothels selbst, vorkommen. — Das darunter liegende Gewebe kann man mehr oder weniger gleichmässig ausdehnen, wenn man entweder irgendwelche undurchlöcherte freie seröse Haut oder ein mit serösem Ueberzuge bekleidetes dehnbares Organ nimmt. Besonders eignen sich zu diesem Zwecke die Lungen der Amphibien und die dünnwandigen Därme kleiner Säugethiere oder Eidechsen. Jene, wie diese kann man in beliebigem Grade ausdehnen, indem man sie

unter grösserem oder geringerem Drucke aufbläst. Um eine grössere Gleichmässigkeit der Ausdehnung zu erzielen, muss das betreffende Darmstück vorläufig vom Mesenterium befreit werden. Die Technik der ganzen Operation bedarf kaum einer Erläuterung. Mittelst verdichteter Luft ist es möglich, auch eine freie seröse Haut (Mesenterium, Pericardium) auszudehnen, wenn man dieselbe auf einem Ende einer kleinen Glasröhre (mit etwas ausgebogenem und abgerundeten Rande) aufspannt, so dass sie als schlaff ausgespannte Membran die Oeffnung der Röhre völlig deckt und das andere Ende der letzteren in Verbindung mit einer mit hermetisch schliessendem Hahn versehenen Kautschukröhre bringt. Oeffnet man den Hahn nur halb und bläst Luft durch das freie Ende der Kautschukröhre ein, so ist möglich, die am Ende der Glasröhre aufgespannte seröse Haut ziemlich gleichmässig auszudehnen, und um dieselbe in ausgedehntem Zustande aufzubewahren, braucht man nur den Hahn zu schliessen. Die aufgeblasenen Organe (Darmstück, Lunge) oder die ausgedehnte seröse Haut legte ich nach vorläufigem Abwaschen mit destillirtem Wasser auf einige Secunden in $^1/_{10}$—$^1/_1$—$^1/_2$ % Lösung von irgend einem Silbersalze, darauf wiederholte ich das Abspülen und fixirte zuletzt in absolutem Alkohol.

In den Präparaten des im ausgespannten Zustande versilberten Endothels erscheint das mikroskopische Bild sehr eigenthümlich: anstatt der breiten schwarzen Streifchen, welche zwischen den Zellen in dem Falle erscheinen müssten, wenn die letzteren mittelst einer flüssigen oder halbflüssigen Kittsubstanz vereinigt wären, treten zwischen ihnen gerade feine Linien auf, die aber vielfach von Stigmata und Stomata unterbrochen werden (Taf. XXII, Fig. 1), so dass wir eigentlich keine Linien erblicken, sondern Ketten, welche aus Reihen runder, ovaler oder etwas unregelmässiger Fleckchen und Ringe, die durch feine intermediäre Brückchen (perlschnurförmig) verbunden sind, bestehen. Diese und andere Figuren sind ohne irgend welche Regelmässigkeit vermischt und liegen bald sehr nahe, beinahe dicht neben einander, an manchen Stellen verschmelzen dieselben sogar, bald liegen sie weniger dicht, bald endlich in ziemlich grossen Abständen von einander. Dabei besitzen sie an manchen Stellen eine ungefähr gleiche Grösse, anderswo eine sehr wechselnde. Ueberall werden die verschiedensten Uebergangsformen von einem

Bilde zu den anderen angetroffen: einerseits — Ringe mit einem ziemlich breiten schwarzen Saume, anderseits — schwarze Fleckchen mit einer mehr oder weniger hellen Mitte. Bei vergleichender Untersuchung der versilberten Präparate des mehr und minder ausgedehnten Endothels konnte ich mich davon überzeugen, dass die Zahl und Grösse der Stigmata und Stomata dem Grade der Ausdehnung proportional sind, und dass von der Gleichmässigkeit der letzteren die grössere oder geringere Gleichheit ihrer Dimensionen und die mehr oder weniger regelmässige perlschnürförmige Anordnung abhängig sind. Bei Ausdehnung des subendothelialen Gewebes erscheinen sie anfangs nur hier und da, hauptsächlich in den Knotenpunkten des intercellulären Silberliniennetzes, später, je nach der Steigerung der Ausdehnung werden die Linien auf ihrem Wege immer häufiger von ihnen unterbrochen und erhalten endlich das Aussehen einer Perlschnur oder einer Kette, dabei erscheinen anfangs gewöhnlich nur schwarze Punkte und die kleinen Fleckchen, aus denen bei weiterer Ausdehnung die Uebergangsformen zu Ringen und Ringe selbst entstehen. Da das subendotheliale Gewebe, sei es freie seröse Haut oder seröser Ueberzug (richtiger Wand) eines Organs, nicht aus einer homogenen Masse besteht und dazu noch nicht überall eine gleiche Dicke besitzt, so dehnt es sich nicht überall gleichmässig aus, — an einigen Stellen stärker, an anderen schwächer. Die Oberfläche der Lunge kann nicht regelmässig ausgedehnt werden, schon wegen des anatomischen Baues des Organs, was selbstverständlich ebenfalls, wenn auch in viel geringerem Grade, die Darmwand betrifft, wo die regelmässige Ausdehnung des serösen Ueberzugs durch die Elemente der äusseren Muskelschichten, die sich in den verschiedensten Contractionsstadien befinden, verhindert wird. Deshalb kommen auf den versilberten Präparaten des sogar stark ausgedehnten Endothels fast immer Stellen vor, wo es verhältnissmässig wenig Fleckchen und Ringe giebt, doch solche Stellen ändern keineswegs den allgemeinen Typus des mikroskopischen Bildes, — die perlschnurförmig angeordneten Stigmata und Stomata sind für dasselbe höchst characteristisch. Ihre Anwesenheit in solchen Präparaten hängt keineswegs von der Versilberungsmethode selbst ab: was es für Silber auch sein mag — salpeter-, pikrin-, citronensaures u. s. w., — das Resultat bleibt dasselbe. Das vorläufige Abwaschen des

ausgedehnten Endothels vor der Silberbehandlung mit destillirtem Wasser hindert niemals das Erscheinen der Stigmata und Stomata darin und vermindert die Zahl derselben nicht. Das Abspülen entfernt von der Oberfläche des Endothels die seröse Flüssigkeit und verhütet dadurch die Bildung von Silberalbuminatniederschlägen, welche ohne diese Vorsicht häufig an der Oberfläche des Präparats erscheinen, — Niederschläge, die gewöhnlich das Aussehen unregelmässig contourirter Fleckchen besitzen und geradeso gefärbt sind, wie die Stigmata und Stomata. Diese letzteren Bildungen unterscheiden sich jedoch scharf von ihnen durch ihre mehr oder minder regelmässige Form und hauptsächlich dadurch, dass sie zwischen Zellen liegen, im Verlauf der intercellulären Linien eingefügt sind und sich nicht an der Oberfläche des Objects befinden.

An Stückchen des Endothels, die sich zufällig abgelöst haben oder die man beim Abschaben von der Oberfläche des Objects erhalten hat, welches in ausgedehntem Zustande versilbert worden war, kann man deutlich sehen, dass jeder Ring eine Oeffnung darstellt, welche zwischen den Zellen in Folge des partiellen Auseinandertretens an symmetrischen Stellen ihrer Ränder entsteht; gleiche Bedeutung haben auch die Uebergangsformen zwischen den Ringen und Fleckchen, folglich auch diese letzteren, die, wie schon gesagt, die ersten Stadien der Ringbildung darstellen. Ceteris paribus kommen desto mehr Fleckchen und demgemäss weniger ringförmige Figuren vor, erstens: je stärker die Silberlösung war und je länger dieselbe gewirkt hatte, und zweitens: je länger ceteris paribus das versilberte Präparat dem Lichte ausgesetzt war. Sowohl die Ringe, als auch die Fleckchen, sogar die allerkleinsten, erscheinen ohne allen Zweifel als Ausdruck der intercellulären Oeffnungen.

Da bei gleichmässiger Ausdehnung des darunterliegenden Gewebes die Ränder der Endothelzellen nicht der ganzen Länge nach auseinandertreten, da in den Zwischenräumen zwischen den Oeffnungen (Stigmata und Stomata) dieselben in gegenseitiger Berührung bleiben, so ist es klar, dass sie hier durch irgend etwas fester verbunden sind, obgleich an versilberten Präparaten hier ausser Ueberbleibseln von der schwarzen intercellulären Linie, welche durch diese Oeffnungen unterbrochen ist, nichts mehr zu sehen ist.

Während die Silberbehandlung des Pleuroperitonealendothels (-epithels), das vorläufig ausgedehnt worden ist, die Einzelnheiten seiner Structur nicht aufklärt, spricht sie nichtsdestoweniger deutlich dafür, dass seine Elemente nicht mittelst eines flüssigen oder halbflüssigen Cements verbunden sein können, dass ihre gegenseitige Verbindung von ganz anderer Art ist, dass folglich auch die Structur desselben eine weit complicirtere, als die bisher bekannte sein muss. In der That, wenn man in Uebereinstimmung mit der allgemein anerkannten Meinung annimmt, dass die Zellen mittelst der hypothetischen Kittsubstanz aneinander geklebt wären, so müsste man, um das Bild des versilberten, vorläufig ausgedehnten Endothels zu erklären, zulassen, dass sie wenigstens an den Rändern aus zwei verschiedenen Substanzen aufgebaut wären — einer mittelst des Cements verklebbaren und einer nicht so verklebbaren, oder — dass der Bestand des letzteren nicht überall gleich sei, und deshalb sind an manchen Stellen die Zellenränder verhältnissmässig schwach verkittet, sind im Stande mehr oder weniger leicht auseinanderzuweichen, an anderen so fest, dass die Ausdehnung des subendothelialen Gewebes nicht im Stande ist, sie auseinanderzuschieben, oder zuletzt müsste man annehmen, dass zwischen den Zellen zwei verschiedene Cemente vorhanden seien. Doch so etwas ist selbstverständlich nicht zuzulassen; aber solche Structur des Grundbindegewebes sich vorzustellen, bei welcher dasselbe nur in gewissen Punkten dehnbar wäre, entsprechend den Stellen der Erscheinung der Stigmata und Stomata zwischen den Zellen des ihm aufsitzenden Endothels, ist unmöglich, — alsdann hört es auf im Ganzen dehnbar zu sein, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Die nächste Ursache der Erscheinung der Stigmata und Stomata zu erfahren, oder, was dasselbe ist, die Ursache des partiellen Auseinanderweichens der Zellenränder, das jedes Mal bei mehr oder minder bedeutender Ausdehnung des Endothels stattfindet, die wahre Art und Weise des Zusammenhanges seiner Zellelemente und die weit complicirtere wirkliche Structur des Pleuroperitonealendothels(-epithels) zu erforschen, auf deren Existenz in demselben die Silberbehandlung nur einigermaasen hingewiesen hat, — ist namentlich der Gegenstand meiner weiteren Untersuchung. Nach vielen misslungenen Versuchen habe ich das mit Hülfe der Fixirungs- und Färbungsmethode mit Osmiumsäure erzielt, die

auf einer bekannten chemischen Reaction basirt, welche bei gegenseitiger Einwirkung der Osmiumsäure und der Gerbstoffe stattfindet (s. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikrosk. Technik. Bd. IX. Heft 1 u. 3)[1]).

Bei der Untersuchung[2]) der Präparate des Pleuroperitoneal-endothels(-epithels), das mit Osmiumsäure nach dieser Methode behandelt worden war, ist es leicht sich davon zu überzeugen, dass jede Zelle desselben aus zwei verschiedenen Theilen aufgebaut ist: einem oberflächlichen, der das Aussehen eines sehr dünnen homogenen Plättchens hat, und einem tieferen, welcher aus einem anscheinend schwachkörnigen Protoplasma gebildet ist, in welchem der Zellkern mit einem oder zwei Kernkörperchen excentrisch liegt. Diese beiden übereinandergeschichteten Theile sind auf das innigste mit einander verbunden und bilden zusammen ein unzertrennliches Ganzes — ein Zellenindividuum. Sie unterscheiden sich scharf durch ihre Färbung von einander: der erste Theil, welchen ich Deckplatte nennen werde, nimmt bei der Desoxydation der Osmiumsäure eine blassgraue Farbe an, der zweite protoplasmatische Theil färbt sich dabei mehr oder minder intensiv grauschwarz. Der in dem letzteren liegende Kern ist grau, die Kernkörperchen sind gesättigt schwarz gefärbt.

Der tiefere Theil jeder Zelle, welcher das Protoplasma in strengem Sinne ist, verbindet sich mit den entsprechenden protoplasmatischen Theilen der benachbarten Elemente durch zahlreiche kurze feine Fortsätze, während der oberflächliche äussere Theil — die Deckplatte, welche als metamorphosirtes Protoplasma, als eine Zugabe der Zelle anzusehen ist — nicht mit eben solchen Deckplatten der benachbarten Zellen verbunden ist, sondern denselben mit ihren Rändern auf der Oberfläche nur dicht berührt. Auf solche Weise erscheinen die Structurelemente des Endothels an der freien Oberfläche von einander abgesondert, tiefer abwärts aber anastomosiren sie mittelst zahlreicher protoplasmati-

1) Bei meinen Untersuchungen gebrauche ich mit Vorliebe die 0.75—1% alkoholisch-wässerige Lösung der Osmiumsäure mit Acidum nitricum gemischt (auf 100 c. c. Osmiumsäurelösung c. c. Acidum nitricum), die ich stets ex tempore bereite. Um die Osmiumsäure in den durch sie fixirten Gewebselementen zu reduciren, benutze ich vorzugsweise starke (10—15procentige) Tanninlösungen.

2) Bei der mikroskopischen Untersuchung benutzte ich den Oelapochromat v. Zeiss (2 mm Brennweite, Apertur 1,4).

scher Fortsätze, an welchen Stellen die Substanz der einen Zelle in die der anderen ohne Unterbrechung fortsetzt.

Die Absonderung der Deckplatten von einander ist keineswegs eine vollständige: sie berühren sich unter einander nur auf der Oberfläche und werden auf der Unterfläche durch feine protoplasmatische Fäden im Zusammenhange gehalten. Diese Fäden entstehen dadurch, dass das Protoplasma nicht die ganze untere Fläche der Deckplatte einnimmt, sich nicht bis zum freien Rande der letzteren erstreckt, sondern unweit von diesem endet und sehr feine, kurze, mit der Unterfläche der Deckplatte verlöthete radiäre Fäden aussendet, welche die Grenze zwischen je zwei Deckplatten durchkreuzen und sich ohne alle Unterbrechung mit den entgegenkommenden eben solchen fadenförmigen Forsetzungen der protoplasmatischen Theilen der benachbarten Zellen verbinden. Diese Fäden (ich werde sie die oberflächliche Anastomose nennen) bilden, wie auch die Hauptmasse des Protoplasmas, ein Ganzes mit der Substanz der Deckplatte, sie erscheinen als minimale Erhöhungen auf der unteren Fläche derselben, gemeinschaftlich für je zwei benachbarte Deckplatten. In Folge davon erweisen sich die sich gegenseitig berührenden Ränder der Deckplatten von unten an vielen Punkten durch diese oberflächliche Anastomosen mit einander verbunden. Diese Punkte liegen in ziemlich gleichen Abständen von einander, doch fallen sie gewöhnlich nicht mit den Punkten zusammen, wo die Spitzen der Deckplattenecken zusammenlaufen.

Unter dem Mikroskop ist folgendes, den beschriebenen Verhältnissen entsprechende Bild zu sehen: haben wir die freie Oberfläche des Endothels im Focus eingestellt, so bemerken wir, dass dieselbe durch kaum bezeichnete Linien in unregelmässig vieleckige Felder getheilt ist, welche nichts anderes sind, als die von oben gesehenen Deckplatten. Dieses Bild (Fig. 2) ist dem versilberten ganz analog, der Unterschied liegt nur darin, dass anstatt der ausgeprägten schwarzen Linien kaum bezeichnete sichtbar sind und anstatt der hellen Felder — schwach grau gefärbte. Bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops sehen wir das Protoplasma der Zellen und ihre oberflächlichen Anastomosen (dieselbe Figur), welche die Ränder der benachbarten Deckplatten von unten verbinden. Bei noch tieferer Einstellung sieht man unter diesen Anastomosen helle intercelluläre Zwischen-

räume von zahlreichen tiefer liegenden Anastomosen durchkreuzt, mittelst welcher die protoplasmatischen Theile der benachbarten Zellen untereinander verbunden sind (Fig. 3). Durchmustern wir das Präparat schichtweise, ein Bild mit dem anderen vergleichend, so überzeugen wir uns davon, das die Elemente des Pleuroperitonealendothels(-epithels) nicht ganz platt sind, sondern nur sehr niedrig, und dass die Flächendimensionen derselben in der Richtung von oben nach unten kleiner werden, in Folge dessen die Breite der zwischen ihnen liegenden Zwischenräume, je näher dem Grundgewebe, desto mehr zunimmt. Es ergiebt sich, dass diese Zwischenräume intercelluläre Kanälchen oder Tunnels sind, die von oben von den durch oberflächliche Anastomosen verbundenen Rändern der Deckplatten bedeckt, unterhalb von dem subendothelialen Bindegewebe begrenzt werden und an den Seiten vom Protoplasma der Zellen (Fig. 5). Die optischen Querdurchschnitte der Zellen zeigen auf verschiedenen Höhen einen verschiedenen Umriss, aber im Allgemeinen, wenn man die Fortsätze ausschliesst, so hat der Querdurchschnitt einer jeden von oben bis nach unten das Aussehen eines unregelmässigen Vieleckes[1]), so dass die Form der Zellen schematisch als unregelmässig vieleckige, fast an der Basis horizontal abgestumpfte und mit der Basalfläche nach oben gewendete Pyramide dargestellt werden kann. Da aber von den Seitenflächen und Kanten einer jeden Zelle zahlreiche Fortsätze (tieferliegende Anastomosen) abgehen, so haben die Endothelelemente bei tiefer Einstellung des Mikroskops ein sternförmiges Aussehen (Fig. 3 u. 4). Die als kleine konische oder zackenförmige Hervorragungen vom Protoplasma einer Zelle beginnenden Fortsätze werden bald dünn, durchkreuzen quer oder schräg den intercellulären Zwischenraum und gehen in die ähnlichen Hervorragungen an dem Protoplasma der benachbarten Elemente über. Es ist selbstverständlich, dass die Länge dieser anastomosirenden Fortsätze von der Breite des Zwischenraumes abhängig ist; in seinen oberflächlichen Theilen sind sie deshalb kürzer und ausserdem etwas feiner, als in den tieferen Theilen. Man kann überhaupt sagen, dass sich ihre

1) Selbstverständlich mit Ausnahme jener Stellen des Pleuroperitonealendothels, wo an ihrer freien Oberfläche sowohl, als auch tiefer, die Zellen einen unregelmässigen Umriss haben, z. B. am Mesenterium des Frosches, etc.

Zahl vermindert, die Länge und die Dicke aber, je näher zum unterliegenden Gewebe, zunehmen[1]). Es ist zu bemerken, dass die Breite der Zwischenräume, folglich auch die Länge der anastomosirenden Fortsätze an ein und derselben Stelle des Pleuroperitonealendothels bei Thieren ein und derselben Art, desselben Alters u. s. w. grossen Veränderungen unterworfen sind, — eine Thatsache, welche gerade auf die Zusammenziehungsfähigkeit der Elemente des genannten Endothels (Epithels) hinweist. Von den letzteren hängt es ohne Zweifel ab, dass wenn man die mit Endothel bedeckte Oberfläche der serösen Haut, bevor man sie der Behandlung mit OsO_4 (nach meiner Methode) unterwirft, dieselbe einige Zeit (5—10 Minuten) bloss liegen lässt, um ein wenig abzutrocknen, so treten die anastomosirenden Fortsätze immer klarer hervor, sie erscheinen dann ein wenig länger und die intercellulären Zwischenräume etwas breiter[2]). Dort, wo der Zwischenraum nicht die Seitenflächen der Zellen trennt, sondern die Ecken (Kanten) derselben, wo sich die intercellulären Kanälchen mit einander vereinigen, sind die Anastomosen weniger zahlreich, aber etwas länger, da an diesen Stellen die Breite der intercellulären Zwischenräume gewöhnlich die grösste ist. Auf ihrem Wege theilen sie sich hier nicht selten, durchkreuzen einander, vereinigen sich zuweilen mit anderen Fortsätzen, überhaupt ist hier ihre Anordnung eine minder regelmässige. Bei manchen Thieren (z. B. beim Axolotl und Salamander) haben die tiefen Anastomosen nicht immer das Aussehen querer oder schräger Brückchen, welche die intercellulären Zwischenräume durchkreuzen (die letzteren haben bei den genannten Thieren zuweilen einen geschlängelten Verlauf), sondern sie erscheinen häufig (besonders

1) Die langen Fortsätze, wie sie Bizzozero e Salvioli beschreiben, habe ich niemals gesehen, auch nicht, dass irgendwo ein von einer Zelle abgehender Fortsatz unter den benachbarten Zellen, zwischen ihnen und dem unterliegenden Gewebe weitergeht.

2) Auf diese Weise ist es leicht, auch die Anastomose zwischen den Elementen des Magen- und des Darmepithels festzustellen, welche hier ohne das vorläufige Abtrocknen der Oberfläche der Schleimhaut gewöhnlich nicht zu sehen sind. In diesem Falle wirkt offenbar der Verlust des Wassers reizend auf das Zellprotoplasma, indem ersteres dasselbe zwingt, sich zu contrahiren; in Folge davon werden die die Zellen miteinander verbindenden Anastomosen (intercelluläre Brückchen) deutlich sichtbar.

im Zellüberzuge des Magens) reichlich verästelt, so dass wir zwischen den Zellen bei tiefer Einstellung des Mikroskops nicht Brückchen, sondern ein protoplasmatisches Reticulum erblicken.

Die bisher geschilderten Structurverhältnisse sind am schärfsten im Zellüberzuge der Amphibien (besonders beim Axolotl) und Reptilien (Schildkröte, Eidechse) ausgeprägt, wo die Dicke der Zellen sowohl, als auch die Breite der intercellulären Zwischenräume die bedeutendste ist; an anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle, besonders im Zellüberzuge der freien serösen Häute sowohl bei Amphibien, als auch bei den Wirbelthieren der übrigen Klassen und beim Menschen treten diese Verhältnisse weniger deutlich hervor, obgleich der Typus der Zellenstructur sich überall als derselbe erweist. Ein Unterschied besteht nur darin, dass zwischen den dünnen Zellen, welche allerdings als hauptsächliches Structurelement des Pleuroperitonealendothels (-epithels) zu sehen sind, keine besonderen oberflächlichen und tiefer liegenden Anastomosen vorhanden sind; vielmehr giebt es nur eine Schicht mehr oder weniger feiner anastomosirender Fortsätze, welche, wie auch die übrige Hauptmasse des Protoplasmas, mit der Substanz der Deckplatten in ein unzertrennliches Ganzes zusammengekittet sind. Diese Fortsätze vereinigen zu gleicher Zeit die protoplasmatischen Theile der benachbarten Zellen und halten die Ränder ihrer Deckplatten im Zusammenhange (Fig. 6, 7, 8). An der unteren Fläche dieser letzteren erscheinen sie als kleine rippenartige Erhöhungen, welche den intercellulären Zwischenraum, wenigstens in seinen oberen Theilen, in eine Reihe besonderer kleiner Kammern, so zu sagen, eintheilen, die etwas grösser an den Stellen sind, wo die Zellen mit ihren Ecken einander zugewendet liegen, da hier der sie trennende Zwischenraum gewöhnlich breiter ist. Es ist zu bemerken, dass die Dicke der Zellen nicht nur bei Thieren verschiedener Klassen, sondern auch an verschiedenen Stellen der Pleuroperitonealhöhle bei Thieren einer und derselben Klasse verschieden ist. So hat Klein[1] schon vor langer Zeit darauf hingewiesen, dass in dem Endothelüberzuge der Pleura pulmonalis bei den Säugethieren die Zellen nicht platt, sondern polyëdrisch sind; gerade so, wenngleich weniger hoch, erscheinen sie bei denselben Thieren in dem Zellüberzuge der Milz, und bei den Amphibien

1) Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresbericht. Bd. IV. S. 152.

und Reptilien in dem des Magens. Im Allgemeinen sind in dem Endothelüberzuge der Organe die Zellen etwas oder bedeutend dicker, als an anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle. Die Dicke und die Flächendimensionen derselben stehen in umgekehrtem Verhältnisse. Ihre bedeutendere oder geringere Dicke ist fast nur von der Dicke der tieferen protoplosmatischen Theile abhängig, da die Deckplatte, wenngleich sie in Elementen verschiedener Dicke auch nicht gleich dünn bleibt, doch keinen auffallenden Unterschied in dieser Hinsicht aufweist. Nur in den kleinen protoplasmatischen Zellen des Pleuroperitonealendothels (-epithels) stellt sich die Deckplatte viel weniger deutlich dar; oft ist sie, besonders bei Amphibien, sogar nicht zu unterscheiden.

Mit Hülfe der Behandlung, die ich empfehle, kann man sich davon überzeugen, dass auch diese kleinen Zellen unter einander und mit den benachbarten platten Zellen mittelst Anastomosen verbunden sind. Die letzteren sind aber bei Säugethieren sehr klein, so dass sie nur in dem Falle bemerkt werden können, wenn das unterliegende Gewebe vorher ausgedehnt worden ist, oder wenn die mit Endothel (Epithel) bedeckte Oberfläche der serösen Haut vor der Behandlung mit OsO_4 einige Zeit blosgelegt war, kurz, wenn die Zellen etwas auseinandergetreten sind. In ihren oberflächlichen Partien scheinen sie einander nur zu berühren, mittelst Anastomosen aber sind nur die tieferen Partien ihres Protoplasmas verbunden, wobei die Punkte des gegenseitigen Zusammenlaufens einiger Zellen fast oder ganz unverbunden bleiben. Beim Frosche treten an den Stellen, wo diese kleinen protoplasmatischen Zellen ziemlich gross sind (z. B. im Endothelüberzuge des Mesenteriums und insbesondere des Magens), die gegenseitigen Verhältnisse derselben zu einander und zu den benachbarten platten Zellen sehr deutlich hervor (Fig. 11); an anderen Stellen, wie z. B. im Septum cisternae lymphaticae magnae, wo sie klein sind, sind diese Verhältnisse dagegen sehr schwer zu ermitteln. Die kleinen Zellen liegen beim Frosche gewöhnlich in den Vertiefungen des Grundgewebes der serösen Haut und an ihrer freien Oberfläche sind sie in den meisten Fällen theilweise von den auf sie hinausgeschobenen Rändern der Deckplatten der benachbarten platten Elemente ziegeldachförmig bedeckt. Mit den protoplasmatischen Theilen der letzteren sowohl, als auch mit einander, in ihren tieferen Partien, sind sie durch zahlreiche feine Fortsätze ver-

einigt; diese Fortsätze sind in der Nähe der freien Oberfläche der kleinen Zellen sehr kurz, kaum zu bemerken, und sie verlängern sich je näher dem unterliegenden Gewebe; die oberflächlichsten Partien des Protoplasmas dieser Zellen liegen scheinbar nur dicht aneinander. Die Anastomosen zwischen den kleinen Zellen und den protoplasmatischen Theilen der benachbarten Platten besitzen oft nicht das Aussehen der Brückchen, sondern eines protoplasmatischen Reticulum.

Ausser beim Frosche und bei der Kröte fand ich immer gerade solche kleine protoplasmatische Endothel(-epithel)zellen bei den übrigen von mir untersuchten Amphibien und Reptilien, am meisten im Zellüberzuge des Magen-Darm-Kanals, doch habe ich sie weder bei Vögeln, noch bei Fischen aufgefundm. Ihre Abwesenheit im Pleuroperitonealendothel bei Thieren der zwei letzteren Klassen weist darauf hin, dass sie nicht als nothwendiges Element des morphologischen Bestandes des erwähnten Endothels (Epithels) erscheinen und ihnen eine Bedeutuug von Bildungscentren für die gewöhnlichen platten Zellen (Tourneux et Herrmann) zuzuschreiben ist schon deshalb unmöglich. Eine Umwandlung derselben in diese letzteren kommt in Wirklichkeit, soviel ich darüber auf Grund meiner eigenen Untersuchungen urtheilen kann, nicht vor. Im Gegentheil erscheinen sie möglicherweise, wenigstens bei Säugethieren, selbst als Product der localen wiederholten Theilung der gewöhnlichen platten Zellen, da dort, wo sie bei jungen und erwachsenen Thieren vorkommen (z. B. im Zellüberzuge des Omentum majus), bei Embryonen die gewöhnlichen platten Zellen angetroffen werden. Darauf weist die von Klein (l. c.) bemerkte Thatsache, dass in pathologischen Zuständen sich die Häufigkeit ihres Vorkommens vermehrt, dass sie in diesen Fällen auch an ungewöhnlichen Stellen vorkommen, z. B. auf der pleuralen Oberfläche des Diaphragmas (Klein u. Burdon Sanderson (l. c.), wo sie unter normalen Verhältnissen niemals vorkommen. Während bei Säugethieren an manchen Stellen, z. B. auf der Abdominalfläche des Diaphragmas, verschiedene Uebergangsformen von den gewöhnlichen platten Zellen zu den kleinen protoplasmatischen vorhanden sind, werden bei Amphibien und Reptilien solche Formen nicht wahrgenommen. Hier liegen die kleinen Zellen, wie schon gesagt, in den Vertiefungen des Grundgewebes der serösen Haut (dasselbe haben

Tourneux et Herrmann gefunden), indem sie scharf zwischen den platten Elementen hervortreten, welche wie bekannt sehr häufig radiär um dieselben angeordnet sind (Nikolsky, Tourneux et Herrmann u. A.).

Indem ich die Frage übergehe, auf welche Weise diese kleinen Zellen bei niederen Wirbelthieren entstehen, indem ich auf keine Beurtheilung der Frage nach den Ursachen der Erscheinung derselben im Allgemeinen und nach ihrer Bedeutung eingehe, kann ich nur sagen, dass Tourneux's et Herrmann's Meinung, dass die kleinen protoplasmatischen Zellen des Pleuroperitonealendothels (-epithels) Bildungscentren für seine platten Zellen wären, der Wirklichkeit nicht entspricht. Beim Wachsthum des Thieres hat die Flächenzunahme des unterliegenden Gewebes eine gleichzeitige Vermehrung der Elemente seines Endothelüberzuges zur Folge, wobei sich die platten Zellen selbstständig und unabhängig von den kleinen vermehren.

In den Präparaten des mit Osmiumsäure nach meiner Methode behandelten Pleuroperitonealendothels treten die sich theilenden Zellen wegen ihrer intensiveren Färbung scharf hervor, dabei kann man sehr deutlich die vortrefflich sich erhaltenden mitotischen Kernfiguren sehen, besonders, wenn das Präparat mit Safranin gefärbt worden war. Untersucht man solche Präparate, so wird man sich leicht überzeugen können, dass bei der Vermehrung die Zelle dicker, deutlich körnig wird und auch ihre Oberfläche sich aus der platten in eine convexe umwandelt. Letzteres hängt davon ab, dass der protoplasmatische Theil derselben ungleichmässig dick wird, am bedeutendsten in der nächsten Umgebung des Kerns. Der oberflächliche Theil — die Deckplatte verdickt sich dabei nicht, sondern stellt sich im Gegentheil weniger deutlich dar. Weiterhin überzeugt man sich davon, dass die sich theilende Zelle während der ganzen Zeit ihrer Theilung den organischen Zusammenhang mit den benachbarten Elementen nicht verliert, wobei der Rand ihrer Deckplatte mit den Rändern der Deckplatten der benachbarten Zellen in Berührung bleibt. Die letzteren wachsen in die Einschnürung an der sich theilenden Zelle hinein und folgen der Vertiefung derselben, indem sie mit zwei jungen Zellen in Zusammenhang bleiben, die als Theilungsproducte der alten erscheinen, welche sich niemals vollständig theilt — es theilt sich nur ihre Deckplatte, die in der Tiefe

aber einander zugewendeten Ecken von zwei jungen Zellen bleiben auch nach der Beendigung der Theilung mit einander durch ein oder mehrere Anastomosen organisch verbunden (Fig. 10).

Die Thatsache der unvollkommenen Theilung der Elemente des Pleuroperitonealendothels (-epithels) lässt daran denken: erstens, dass auch alle Zellen des Organismus, die durch Anastomosen untereinander verbunden sind, keine vollkommene Theilung eingehen und zweitens, dass wenn auch die Eizelle sich im Anfange vollkommen theilt, doch bei der Formirung des Embryos, bei der Gewebsbildung unbedingt ein Moment eintreten muss, wo die Elemente der Keimblätter an gewissen Stellen aufhören Zellen zu produciren, die vollkommen gesondert sind, indem die Theilungsproducte derselben in organischem Zusammenhange verbleiben.

Ich habe schon gesagt, dass beim Wachsen des Thieres, gleichzeitig mit der Vergrösserung der Fläche des Grundgewebes der serösen Haut eine Vergrösserung der Fläche und des dasselbe bedeckenden Endothels in Folge der Zellvermehrung geschieht. Dabei vermehren sie die platten sowohl als die kleinen protoplasmatischen Zellen, hauptsächlich jedoch die ersteren, da sie bei Weitem den grössten Theil der Pleuroperitonealhöhe auskleiden. Andererseits gelingt es bei alten Thieren, deren Wachsthum aufgehört hat, unter normalen physiologischen Verhältnissen, nicht im Pleuroperitonealendothel (-epithel) eine Spur von Zellvermehrung, weder in den hypothetischen „Bildungscentren", noch in der ganzen übrigen Ausdehnung, aufzufinden. Deshalb ist es kaum möglich, von einer Regeneration des Pleuroperitonealendothels (-epithels) zu reden, wenigstens sind nach meiner Meinung durchaus keine Gründe vorhanden, eine Folgerung über das Absterben seiner Zellen und den Ersatz derselben durch neue (Dekhuyzen[1]) nach den Bildern, die an versilberten Präparaten zu sehen sind, zu ziehen. In solchen Präparaten findet man mitunter die in ihrer ganzen Ausdehnung mit Silbernitrat in unregelmässiger Weise gefärbten Zellen, doch darf man nicht behaupten, dass sie sich deshalb, weil sie zum Untergang bestimmt sind, gefärbt hätten; nimmt man zur Imprägnation Höllensteinlö-

1) l. c.

sung, gemischt mit Osmiumsäure[1]), so erhält man diese gefärbten Zellen in ziemlich grosser Anzahl, wenn das imprägnirte Object in Alkohol übertragen und auf mehr oder weniger lange Zeit dem Lichte ausgesetzt wird; andererseits, bei Imprägnation des Endothels mit einer sehr schwachen Lösung von salpeter- oder essigsaurem Silbersalze (1 : 1000—2000) erhält man sie gar nicht. Structurveränderungen der Kerne, welche Dekhuyzen als für die absterbenden Zellen charakteristisch beschreibt, konnte ich an meinen mit Osmiumsäure behandelten Präparaten nicht constatiren. Die von ihm beschriebenen kleinen, durch das Silber in regelmässiger Weise gebräunten körnigen Endothelzellen (deren Kern tiefer und theilweise ausserhalb der Kittlinie liegt), welche sich nach seinen Forschungen aus Bindegewebszellen, in Folge der Verschmelzungen der Ausläufer dieser letzteren an der Oberfläche der serösen Haut bilden, sind, wie mir scheint, nichts anderes, als kleine protoplasmatische Endothelelemente, welche die Fähigkeit besitzen, unter Einwirkung der Silberlösungen eine bräunliche Färbung anzunehmen (Klein, Nikolsky, Tourneux et Herrmann). Die Ausläufer der Bindegewebszellen dringen nirgends über die freie Oberfläche der serösen Haut hinaus — davon bin ich bei meinen eigenen Forschungen überzeugt worden; überhaupt kann ich auf Grund meiner eigenen Untersuchungen Deckhuyzen's Angaben über die Regeneration des Pleuroperitonealendothels (-epithels) nicht bestätigen. Ich leugne nicht, dass in dem letzteren unter ganz normalen Verhältnissen die Zellen irgendwo absterben und abfallen könnten, doch wird das nichts weiter als eine zufällige Erscheinung sein; sollte auch so etwas vorkommen, so kann die abfallende Pleuroperitonealendothel(-epithel)zelle nur durch solche, wie sie selbst, aber auf keinen Fall durch eine Bindegewebszelle ersetzt worden. Davon habe ich mich vollkommen überzeugt, als ich den Zellüberzug der parietalen Pleura nach 5—7 Tagen, nachdem in die Pleurahöhle eines Kaninchens eine Cultur von Micrococcus pyogeneus aureus oder albus eingeführt worden war, untersuchte, sowie auch bei der Untersuchung des Zellüberzuges des Darmkanals einer Taube, bei welcher zufällig eitrige Bauchfellentzün-

1) Auf 200 c. c. destillirten Wassers 0,5 gr Argentum nitricum und 1 gr Osmiumsäure.

dung sich erwies. In beiden Fällen konnte ich Endothelzellenvermehrung in der Umgebung der Stellen constatiren, wo das Gewebe der serösen Haut von dem dasselbe bedeckenden Endothel (-Epithel) entblöst war, wo die Elemente des letzteren abgefallen waren. Diese Elemente den Bindegewebszellen gleichzustellen erlaubt auf keinen Fall nicht nur die oben beschriebene complicirte Structur derselben, die mit der Structur der Bindegewebszellen keine Aehnlichkeit hat, sondern auch eine andere Eigenthümlichkeit ihres Baues, welche mit Hülfe meiner Behandlungsmethode zu bemerken mir gelungen ist. — Es ergiebt sich, dass die Elemente des Pleuroperitonealendothels(-epithels) beim Menschen (2 monatliche bis 2jährige Kinder) und bei den von mir untersuchten Säugethieren nicht nackt, sondern an ihrer freien Oberfläche mit höchst zarten, kurzen Härchen, die nur eine Länge durchschnittlich von 2 μ haben, dicht bedeckt sind. Betrachtet man diese Härchen von der Fläche, so erscheinen dieselben als eine sehr dichte, die ganze Oberfläche der Zelle gleichmässig bedeckende Punktirung (Fig. 6 u. 13). In den nach meiner Methode behandelten Präparaten sind sie immer mehr oder weniger intensiv grauschwarz gefärbt, und da sie sich an der Oberfläche der schwach gefärbten Deckplatte befinden, treten sie höchst deutlich hervor. Mit Hülfe der Oelapochromate von Zeiss kann man sie auch in ganz frischen, mit nichts behandelten Präparaten sehen — bei Untersuchung des Endothels in der pericardialen Flüssigkeit oder in physiologischer Kochsalzlösung. Dank ihrer Zartheit treten sie dabei nicht besonders scharf hervor, aber sind doch immer zu erkennen. Es ist deshalb etwas sonderbar, dass ihre Anwesenheit bisher von den Forschern nicht bemerkt worden ist. Was dies betrifft, so ist in der Litteratur nur die fragmentarische Angabe von Paladino[1]) vorhanden, welche sich noch dazu nicht auf die platten Endothelelemente bezieht, aus denen das Pleuroperitonealendothel (-epithel) fast auf der ganzen Strecke der pleuroperitonealen Höhle aufgebaut ist, sondern auf die kleinen protoplasmatischen Zellen, welche als locale Eigenthümlichkeiten seines Baues erscheinen. An diesen kleinen Zellen und nicht überall, sondern nur im Zellüberzuge der mediastinalen Platten, der eingebogenen Platten der Pleura und der Bänder des Peri-

1) l. c.

cardiums (les lamelles du médiastin, les lames réflé. chies de la plèvre, le ligament du péricarde, qui va au diaphragme) und nur beim Meerschweinchen sah Paladino rudimentäre Flimmercilien, die ohne Zweifel mit den von mir beschriebenen Härchen identisch sind. Die letzteren bedecken, nach meinen Ermittelungen, beim Menschen und den von mir untersuchten Säugethieren den Zellüberzug des Pericardiums, der Pleura, des Bauchfells und der Tunica vaginalis testis, kurz — der ganzen Pleuroperitonealhöhle; nur an freien serösen Häuten, mit Ausnahme des Pericardiums und der Tunica vaginalis testis, sind sie kürzer und nicht dicht angeordnet; überhaupt treten sie hier weniger deutlich hervor, als an den übrigen Stellen. Am Omentum majus können sie sogar ganz fehlen, wenigstens an seinen feinen Balken, wie dies beim Hunde, der Katze, der Ratte und vielen anderen Thieren der Fall ist, aber beim Kaninchen und dem Hamster werden sie auch hier angetroffen. Mit denselben sind sowohl die platten, als auch die kleinen protoplasmatischen Endothelelemente bedeckt. Die Länge der Härchen beträgt, wie schon gesagt, durchschnittlich 2 μ; ein bedeutender Unterschied ist in dieser Beziehung zwischen erwachsenen Thieren und ihren Embryonen (Kaninchen, Ratte, Maus, Hund, Meerschweinchen) nicht vorhanden. Es könnte scheinen, dass bei niederen Wirbelthieren diese Härchen besser ausgebildet sein müssten und dass sie bei Säugethieren und beim Menschen einen überflüssigen Rest der phylogenetischen Entwicklung darstellten, doch in der That verhält es sich ganz anders: bei Vögeln, Reptilien und Fischen, wenigsten bei den von mir untersuchten Thieren dieser Klassen, ist von ihnen keine Spur zu finden, so auch bei Amphibien, mit Ausnahme des Axolotl, bei dem sie allerdings vorkommen (am besten sind sie an den platten Elementen des Zellüberzuges des Magens zu sehen), aber so klein sind, dass sie kaum über die Oberfläche der Zelle hervorragen. Die Thatsache der Abwesenheit der Härchen bei niederen Wirbelthieren erstens, und zweitens der Abwesenheit eines bedeutenden Unterschiedes der Länge derselben bei einerseits ganz ausgebildeten Säugethieren, andererseits bei denen, welche sich in der Periode der embryonalen Entwicklung befinden, scheint der Annahme zu widersprechen, dass sie rudimentäre Flimmercilien sind. Irgend etwas über ihre physiologische Bedeutung zu sagen ist sehr schwer; bei der mikroskopischen

Untersuchung frisch ausgeschnittener Objekte bei Körpertemperatur in der physiologischen Kochsalzlösung, oder in der pericardialen Flüssigkeit konnte ich mich nicht davon überzeugen, dass diese Härchen flimmerten, obgleich dies nicht unwahrscheinlich ist. Ein Weiterrücken leichter harter Körper, z. B. Blättchen aus Hollundermark, welche beim lebendigen Thiere auf die mit physiologischer Kochsalzlösung bei 37° C. benetzte Oberfläche des Peritoneum parietale gelegt worden waren, oder bei einem eben getödteten Thiere auf die Oberfläche der Pleura oder des Pericardiums, konnte ich gleichfalls nicht constatiren. Was die morphologische Bedeutung der beschriebenen Härchen betrifft, so scheint mir dieselbe von grosser Wichtigkeit zu sein. — In Folge des Vorhandenseins von Härchen am Pleuroperitonealendothel(-epithel) ist es völlig unmöglich, die Elemente desselben den Bindegewebszellen gleichzustellen. Diese Eigenthümlichkeit seiner Structur, welche den oben beschriebenen complicirten Bau desselben vervollständigt, giebt dem Zellüberzuge der Pleuroperitonealhöhle das volle Recht, ein echtes Epithel genannt zu werden, von dem sich derselbe weder genetisch, noch morphologisch unterscheidet, mit welchem derselbe vielmehr nach einem allgemeinen Plane aufgebaut ist. Die Protoplasmadifferenzirung in seinen Elementen, die Gegenwart einer besonderen Zugabe an der freien Oberfläche derselben — der Deckplatte —, die mit secundären Zugaben — den Härchen — versehen ist, der organische Zusammenhang seiner Elemente mittelst Anastomosen — alles dies ist für echtes Epithel charakteristisch. Man braucht nur an die Structur des Flimmerepithels und die des Darmepithelt zu denken. Die oberflächlichen verhornenden und verhornten Zellen der mehrschichtigen Epithelien kann man als eine Art von Deckplatten ansehen, welche die freie Oberfläche der mehrschichtigen, in der Tiefe aus undifferencirtem Protoplasma aufgebauten Zellencolonie beschützen. Angesichts des beschriebenen Baues des Zellüberzugs der Pleuroperitonealhöhle ist es unmöglich, denselben vom Epithel zu sondern. Da die wahre Structur dieses Zellüberzugs früher unbekannt war, hielten sich einige Forscher für berechtigt, ungeachtet seiner archiblastischen Herkunft, denselben als Endothel zu bezeichnen, übrigens mit Ausnahme des kleinen Theiles desselben, der den Eierstock bedeckt. Dieser Theil ist seit den Arbeiten Pflüger's,

Borsenkow's und Waldeyer's von allen Forschern für echtes Epithel anerkannt worden.

Waldeyer[1]), der viel über die Entwickelung und den Bau des Eierstockes gearbeitet hat, ist bei seinen Untersuchungen anfangs zu dem Schlusse gekommen, dass das niedrige Cylinderepithel dieses Organs einen Rest der Entwickelung vorstelle, einen Rest jenes Epithels, welches in der frühesten Zeit des embryonalen Lebens des Thieres die ganze Pleuroperitonealhöhle zeitweilig auskleidet und welches bald verschwindet, dem Endothel, das sich aus dem unterliegenden Bindegewebe entwickelt, Platz machend. Diesen Rest nannte er Keimepithel, nachdem er denselben als etwas besonderes, das nichts Gemeinschaftliches mit dem Zellüberzuge der Pleuroperitonealhöhle hat, ausgeschieden hatte. Obgleich sich Waldeyer später selbst von seiner früheren Anschauung losgesagt hatte, überzeugt davon, dass der ursprüngliche Epithelüberzug der embryonalen Pleuroperitonealhöhle später nur sein Aussehen ändert, platt wird, aber nicht durch Endothel ersetzt wird, und dass der ganze Unterschied zwischen dem übrigen Zellüberzuge und dem Keimepithel nur in der verschiedenen Höhe der Zellen besteht, obgleich viele andere Forscher zu demselben Resultat gekommen, ungeachtet dessen, dass die archiblastische Herkunft des ganzen Zellüberzuges der Pleuroperitonealhöhle vollkommen bewiesen ist und keinem Zweifel unterliegt, nichtsdestoweniger, wie schon erwähnt, bezeichnen, ausser dem Eierstockepithel, einige Forscher das übrige Pleuroperitonealepithel als Endothel und leiten sogar seine Elemente von den Bindegewebszellen ab.

Mittelst meiner Behandlungsmethode mit Osmiumsäure kann man sich davon überzeugen, dass das Pleuroperitonealepithel und „Keimepithel" eine identische Structur besitzen. Die Elemente des letzteren, wie auch des ersteren, sind aus zwei Theilen aufgebaut — aus dem protoplasmatischen Theile und aus der sehr dünnen Deckplatte, die bei Säugethieren an ihrer freien Oberfläche dicht mit Härchen bedeckt ist, dabei sind sie organisch sowohl unter einander, als auch mit den Elementen des Zellüberzuges des Bauchfells durch zahlreiche, dünne, kurze, protoplasmatische Fortsätze verbunden. — Folglich ist das echte Eier-

1) „Eierstock und Ei". „Archiblast und Parablast".

stockepithel nichts anderes als ein Theil einer einschichtigen Zellcolonie, welche die Pleuroperitonealhöhle auskleidet, und wenn der organische Theil dieser Colonie echtes Epithel ist, so ist also auch die ganze Colonie, der ganze Zellüberzug der Pleuroperitonealhöhle ebenfalls echtes Epithel. Weiterhin werde ich denselben als Epithel bezeichnen.

Da der Zellüberzug des Eierstockes, aus niedrig cylindrischen Zellen bestehend, einen organischen Theil des platten Pleuroperitonealepithels darstellt, so wäre Identifizirung der Elemente des letzteren mit Bindegewebszellen gleich einer solchen der Bindegewebszellen mit den Cylinderepithelien. Von der Unmöglichkeit solcher Identifizirung derselben überzeugt noch mehr ihre Fähigkeit sich in Flimmerzellen zu verwandeln. — Im Pleuroperitonealepithel des geschlechtsreifen Froschweibchens, ist bekanntlich eine grosse Menge Flimmerelemente an den Stellen vorhanden, wo vor Beginn der Geschlechtsreife von ihnen keine Spur zu sehen war (am Septum cisternae, an der vorderen Bauchwand, Leber etc).

Die Frage, von wo diese Elemente herkommen, haben bis zum heutigen Tage die Forscher nicht mit Thatsachen, sondern vielmehr mit Meinungen und Vermuthungen beantwortet. So rechnen sie Schweigger-Seidel und Dogiel[1]) zum Flimmerepithel der Eileiter und glauben, dass sie in Folge einer Wucherung dieses letzteren erscheinen; Neumann[2]) hat, ohne irgend einen Zusammenhang derselben mit dem Epithel der Eileiter gefunden zu haben, eine auf nichts basirende Vermuthung geäussert, dass sie bei der Theilung der grossen platten Endothelzellen entständen. Grunau[3]) vermuthet, dass sie entweder aus dem Eileiterepithel hereinwüchsen, oder sich aus den platten Elementen des Bauchfellendothels selbst entwickeln. Nikolsky[4]) hält sie in gleicher Weise wie die nichtflimmernden „protoplasmatischen Körperchen“ (die kleinen Zellen) für junge Endothelzellen, die nach seinen

1) l. c.

2) l. c.

3) Ueber das Flimmerepithel auf dem Bauchfelle des weiblichen Frosches und über den Eileiterbau desselben. Dissertation. Königsberg 1875.

4) Ueber die Flimmerelemente auf den serösen Häuten des Frosches. Dissertation. St. Petersburg 1880.

Worten zur Erneuerung des Endothels dienen sollen und die sich früher oder später in dessen platte nackte Zellen verwandeln müssen. Endlich sagt Klein in seinen „Grundzügen der Histologie", dass beim weiblichen Frosch die „Keimzellen" des Endothels mit Flimmerhaaren versehen sind. — Mittelst meiner Behandlungsmethode mit Osmiumsäure kann man sich anschaulich davon überzeugen, dass die Flimmerelemente, wenn das Froschweibchen die Geschlechtsreife erreicht, aus gewöhnlichen platten Zellen des Bauchfellepithels entstehen. Die letzteren werden an vielen Stellen des Bauchfells etwas dicker, körniger und bedecken sich an ihrer freien Oberfläche mit kaum bemerkbaren Härchen, die später zu langen Wimpercilien auswachsen (Fig. 14). Hierbei kommen die Härchen entweder gleichzeitig auf der ganzen Oberfläche der Zelle zum Vorschein, was in den meisten Fällen der Fall ist, oder sie bedecken anfangs nur einen Theil ihrer Oberfläche (die Hälfte, zwei Drittel u. s. w.); auf den übrigen Theilen erscheinen sie später. In Folge davon kann man an einer und derselben Zelle neben sehr langen Flimmerhärchen die Härchen von kaum messbarer Länge und alle möglichen Uebergangsstufen von den letzteren zu den ersteren antreffen. Solch' eine Metamorphose können auch die kleinen protoplasmatischen Zellen durchmachen, welche von der Seite der Bauchhöhle die scheinbaren Stomata im Septum cisternae zudecken, an anderen Stellen aber bleiben sie gewöhnlich nackt. Die Verwandlung der platten Zellen in Flimmerzellen geschieht nicht nur bei weiblichen Froschindividuen, sondern auch beim Weibchen des Tritons und Axolotls, bei denen, nachdem sie die Geschlechtsreife erreicht haben, an vielen Stellen des Bauchfells diese Zellen, wie auch bei Froschweibchen, mit langen Flimmercilien versehen sind[1]).

Ohne die Frage zu beantworten, was bei den geschlechtsreifen Weibchen der Amphibien Veranlassung zur Erscheinung von Flimmercilien auf den Epithelzellen des Bauchfells giebt, äussere ich nur als wahrscheinliche Vermuthung, dass dabei die

1) Die Gegenwart von Flimmerelementen am Pleuroperitonealepithel der geschwänzten Amphibien ist keine neue Thatsache. Bei Triton hat schon Valentin das Flimmern am Pericardium und Bauchfell gesehen. Nikolsky (l. c.) das Verbreitungsgebiet der Flimmerelemente in diesem Epithel beim Axolotlweibchen beschreibend, sagt, dass sie auch hier den früheren Forschern bekannt gewesen seien.

Reizung der epithelialen Oberfläche durch den im Umfange stark vergrösserten Eierstock die Ursache sei, welcher bei den geschlechtsreifen Weibchen des Frosches, Tritons und Axolotls fast die ganze Bauchhöhle ausfüllt.

Das ist eine kurze Beschreibung der Details, welche es mir gelungen ist in der Structur des Pleuroperitonealepithels mittelst auf einander folgender Behandlung desselben erst mit Osmiumsäurelösung und darauf mit Tanninlösung oder mit meiner Reductionsflüssigkeit (Entwickler) [s. Zeitschr. für wiss. Mikroskopie u. f. mikr. Technik Bd. IX Heft 1. S. 38—43], ausfindig zu machen.

Der Zusammenhang der Zellelemente dieses Epithels durch Anastomosen entzieht dem hypothetischen flüssigen oder halbflüssigen Cement jegliche Bedeutung. Die schwarzen intercellulären Linien, die auf den versilberten Präparaten des erwähnten Epithels zu sehen sind und die bisher als Ausdruck der intercellulären Zwischenschichten dieses Cements angesehen wurden, haben offenbar solche Bedeutung schon deswegen nicht, weil sie eigentlich nicht zwischen den Zellen liegen, sondern zwischen den Rändern ihrer Deckplatten; das Vorhandensein aber eines besonderen Cements hier zuzulassen, haben wir nicht die geringste Ursache, da die Ränder der Deckplatten ohnedies durch Anastomosen von unten verbunden sind; das Zusammenhalten derselben zu vervollständigen ist das flüssige oder halbflüssige Cement so wie so nicht im Stande.

Kombinirt man die von mir empfohlene Behandlung des Pleuroperitonealepithels mit Osmiumsäure mit der Versilberungsmethode (s. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikr. Technik, l. c.), so kann man äusserst demonstrative Präparate erhalten, welche deutlich zu sehen erlauben, dass die schwarzen Silberlinien den Grenzen nur zwischen den Deckplatten entsprechen, dass die Zellen in strengem Sinne (d. h. das Protoplasma mit dem in demselben eingeschlossenen Kerne) tiefer liegen und von einander durch helle von Anastomosen durchkreuzte Zwischenräume getrennt sind (Fig. 9). Diese Zwischenräume, welche von oben mit den verbundenen Rändern der Deckplatten bedeckt sind, sind im lebendigen Gewebe selbstverständlich mit einer eiweisshaltigen Flüssigkeit, der Lymphe gefüllt, welche, das Grundgewebe der serösen Haut durchtränkend, unvermeidlich so-

wohl in dieselben, als auch bis zur freien Oberfläche des Epithels zwischen den Deckplatten dringen muss. Die Capillarschicht derselben, welche sich zwischen den Rändern dieser letzteren befindet, bedingt hier gerade, ohne Zweifel, die Erscheinung der schwarzen Linien bei Silberimprägnation des Epithels, da die Albuminhaltige Flüssigkeit beim Zusammentreffen mit der Silbersalzlösung gerinnend, eine unlösliche Verbindung — ein Albuminat, das sich am Licht schwärzt — geben muss. In Folge der Unauflöslichkeit dieser Verbindung kann die Silberlösung nicht weiter in das Innere der intercellulären Zwischenräume eindringen, weshalb wir in versilberten Präparaten feine schwarze Linien erblicken, welche, wie schon gesagt, Grenzen zwischen den oberflächlichen Theilen der Zellen, zwischen ihren Deckplatten darstellen. Wenn aber die Silberlösung in die intercellulären Zwischenräume eindringt, wie das zuweilen geschieht, so sind anstatt der dünnen schwarzen Linien ziemlich breite schwarze Streifchen mit unregelmässigen Contouren zu sehen, entsprechend den Hervorragungen an den Seitenflächen der Zellen, den Abgangsstellen anastomosirender Fortsätze von ihnen.

Ein ähnliches Bild erhält man im Epithelüberzuge des Magendarmkanals der Amphibien und Reptilien in dem Falle, wenn das subepitheliale Gewebe vorher mehr oder weniger stark ausgedehnt gewesen und wenn anstatt einer reinen salpetersauren Silbersalzlösung eine leichter in die Tiefe eindringende Lösung von Argentum nitricum, gemischt mit Osmiumsäure (auf 200 ccm destillirten Wassers 0,5 gr. $AgNO_3$ und 1 gr. OsO_4) genommen worden ist. — Die Bedeutung der vorläufigen Ausdehnung des unterliegenden Gewebes in diesem Falle wird verständlich werden, wenn wir uns daran erinnern, dass dabei die Ränder der Zellen, richtiger gesagt die Ränder ihrer Deckplatten, an vielen Stellen auseinander treten, dass sich zwischen den Zellen Oeffnungen — Stigmata und Stomata — bilden. Namentlich durch diese Oeffnungen dringt die Silberlösung in die Tiefe der intercellulären Zwischenräume. Das partielle Auseinanderweichen der Ränder der benachbarten Deckplatten an symmetrischen Stellen bei der Ausdehnung des subepithelialen Gewebes erscheint als gesetzlich und nothwendig in Folge der Structur der Zellen, in Folge der Art und Weise ihres organischen Zusammenhanges: durch die Ausdehnung des subepithelialen Gewebes wird unver-

meidlich sowohl die Ausdehnung der Epithelzellen selbst, als auch die Erweiterung der zwischen ihnen befindlichen Zwischenräume bedingt. In Folge davon streben die Ränder der Zellendeckplatten, die diese Zwischenräume an der freien Oberfläche des Epithels bedecken, aus einander zu weichen und treten in der That in den Punkten aus einander, wo sie nicht unter einander von unten durch Anastomose verbunden sind, und bei starker Ausdehnung auch an der Stelle der letzteren, weil hierbei viele von den Anastomosen zerrissen werden. Da die Punkte, wo mehrere Deckplatten mit ihren Ecken gegenseitig zusammenlaufen, gewöhnlich nicht verbunden sind und da, solchen Stellen entsprechend, die Breite der intercellulären Zwischenräume die grösste ist, — so bilden sich hier deswegen am leichtesten Oeffnungen (Stigmata, Stomata).

Zwischen den kleinen protoplasmatischen Elementen des Pleuroperitonealepithels (bei Säugethieren) bilden sich bei der Ausdehnung des darunter liegenden Gewebes diese Oeffnungen sehr leicht, besonders in den Punkten des gegenseitigen Zusammenlaufens der Zellen, da hier diese letzteren gar nicht oder sehr schwach unter einander verbunden sind. Die unvermeidliche Ungleichmässigkeit der Ausdehnung des subepithelialen Gewebes einerseits und anderseits die Verschiedenheit an verschiedenen Stellen der Länge und der Dicke der anastomosirenden Fortsätze, die nicht überall gleich weit von einander abstehen, erscheint als Ursache davon, dass an manchen Stellen die Ränder der Zellendeckplatten mehr aus einander treten, als an anderen, an einigen Stellen auch gar nicht auseinander weichen, weshalb die Stigmata und Stomata, welche jedesmal an versilberten Präparaten des mehr oder weniger stark ausgedehnten Epithels erscheinen, erstens die mannigfaltigste Grösse haben — und zweitens nicht in gleichen Abständen von einander liegen.

Sowohl die beständige Anwesenheit der Stigmata und Stomata im versilberten Epithelüberzug der entzündeten serösen Häute (Arnold), als die nicht seltene Gegenwart von breiten unregelmässig contourirten schwarzen intercellulären Linien in denselben, hängt in keinem Falle davon ab, dass sich bei der Entzündung eine flüssige oder halbflüssige Kittsubstanz (welche nach meiner Meinung in der That nicht existirt) erweitert oder locker wird, wie Arnold (l. c.) glaubt, sondern von den Ent-

zündungsveränderungen der Zellen selbst. Diese Veränderungen können in denselben leicht hervorgerufen werden, wenn man dem Thiere (Kaninchen) in die Pleurahöhle eine Kultur von Micrococcus pyogeneus aureus oder albus einführt. Wird das Thier 12—16—24 Stunden nach der Operation getödtet, so finden wir gewöhnlich nicht deutlich oder gar nicht ausgeprägte makroskopische Merkmale der Entzündung der serösen Haut selbst (Pleura parietalis), doch erscheinen bei der mikroskopischen Untersuchung die Elemente des Epithelüberzuges derselben an vielen Stellen mehr oder weniger bedeutend verändert. — Die von mir vorgeschlagene Behandlung mit Osmiumsäure (einfache und mit Versilberung combinirte) erlaubt es, sich davon zu überzeugen, dass unter Einwirkung eines Reizes das Protoplasma der Zellen sich verdickt und zu gleicher Zeit sich progressiv zusammenzieht; in Folge davon werden die Zellen auf ihrer freien Oberfläche aus platten Elementen convex und nehmen, allmählich runder werdend, fast eine Kugelform an[1]). Die Anastomosen zwischen ihnen treten dabei anfangs sehr deutlich hervor, da die Breite der intercellulären Zwischenräume dabei grösser wird, aber bei weiterer Zusammenziehung des Protoplasmas reissen sie an vielen Punkten von einander ab und ziehen sich in dasselbe hinein, die Zellen verlieren allmählich ihren gegenseitigen Zusammenhang und sondern sich von einander ab, und später auch von dem darunterliegenden Gewebe. Analoge Veränderungen, allein in schwächerem Grade, kommen auch im Epithelüberzuge des Mesenterium und des Darmes nach dem Herausziehen des letzteren auf mehr oder weniger lange Zeit aus der Bauchhöhle eines lebendigen Thieres vor, wie das Arnold gemacht hat. — Bei der Abrundung der Zellen, beim Zusammenziehen ihres Protoplasmas können die mit dem letzteren ein Ganzes bildenden

1) Diese Form erinnert an einen zusammengerollten Igel um so mehr, als die Härchen, welche die freie Oberfläche der Zellen bedecken, bei der Entzündung etwas dicker und länger werden. In den protoplasmatischen Theilen erscheinen dabei Vacuolen und ausserdem zahlreiche kleine Kügelchen, welche bei der Behandlung mit OsO_4 nach meiner Methode eine gesättigte, fast schwarze Färbung annehmen. Uebrigens kommen bei manchen Thieren, z. B. beim Kaninchen, diese Kügelchen oder Granula, von deren Natur ich bisher nichts Bestimmtes sagen kann, in den Elementen des Epithelüberzuges der Pleura parietalis und des Pericardium unter ganz normalen Verhältnissen vor.

Deckplatten natürlich nicht in gegenseitiger Berührung bleiben, besonders dort, wo sie mit den Spitzen ihrer Ecken zusammenlaufen. An solchen Stellen sind in versilberten Präparaten des entzündeten Epithels die Stigmata und Stomata (s. die Abbildungen von Arnold, Virchow's Archiv Bd. 74 Taf. VII) gerade am häufigsten, zuweilen mit in denselben eingeklemmten Leukocyten im Momente ihrer Auswanderung auf die freie Oberfläche der serösen Haut. An den nach meiner Methode mit Osmiumsäure behandelten Präparaten kann man die Leukocyten auch innerhalb der intercellulären Kanälchen finden, in denen sie augenscheinlich wandern, bis sie auf eine Oeffnung zwischen den Rändern der Zellendeckplatten stossen, welche ihnen erlaubt, auf die freie Oberfläche der serösen Haut hinauszukriechen.

Hier sei bemerkt, dass bei der Schildkröte und dem Axolotl im Epithelüberzuge des Magens (seltener der Gedärme) die Leukocyten nicht selten bei ganz normalen Verhältnissen in den intercellulären Kanälchen angetroffen werden. Da sie sich bei Deoxydation der Osmiumsäure (bei der Behandlung nach meiner Methode) intensiver färben, als das Protoplasma der Epithelzellen, so treten sie scharf zwischen den letzteren hervor. Durchmustert man aufmerksam das Präparat, so kann man Bilder erblicken, welche darauf hinweisen, dass der Leukocyt bei seiner Wanderung nicht nur sich selbst keine Bahn macht, sondern sich sogar nicht bemüht den Raum zu erweitern, in den er gerathen ist, und sich demselben nur anpasst. Nicht selten zieht er sich fast ganz in die Ausläufer aus, die sich nach den intercellulären Kanälchen des Epithels hin verästeln und so lang sind, dass sie kaum im Sehfelde des Mikroskops (Oelapochromat 2 mm, Ocular-Compensator Nr. 4) Platz finden; von dem Leukocyt selbst bleibt nur der Kern übrig, welcher von einer dünnen Protoplasmaschichte umgeben und dazu langgestreckt und gebogen ist, eine dem von ihm eingenommenen Raume entsprechende Form besitzend. Die nach verschiedenen Seiten verlaufenden Ausläufer des Leukocyten schleichen sich zwischen den zahlreichen intercellulären Anastomosen durch, doch ungeachtet der geringen Dicke der letzteren zerreissen sie dieselben nicht. — Solche Bilder sprechen gegen die grosse Kraft der Leukocyten, welche ihnen Lawdowsky, Ranvier und einige andere Forscher zuschreiben, doch schliesst dies keineswegs die Möglichkeit eines Heraustretens derselben auf die Oberfläche des Epithels bei der

physiologischen Ausdehnung dieses letzteren aus, wenn sich zwischen den Rändern der Zellendeckplatten an unverbundenen Punkten, wenn auch nur minimale, Oeffnungen bilden können. Ob die Leukocyten auf die Oberfläche des entzündeten Epithels nur durch die dabei entstandenen Oeffnungen heraustreten, oder auch dort, wo die Zellen mit ihren Deckplatten, obgleich einander anliegend, doch nicht mehr mit einander organisch verbunden sind, wo sich die Anastomosen in das Innere des Protoplasmas eingezogen haben, will ich nicht entscheiden. Ich kann nur sagen, dass im entzündeten Pleuroperitonealepithel eine verhältnissmässig unbedeutende Ausdehnung des darunterliegenden Gewebes eine ziemlich grosse Zahl der Stigmata und Stomata im Epithel zum Vorschein bringt. — Durch die Oeffnungen zwischen den Rändern der Zellendeckplatten tritt nicht selten im entzündeten Epithel die Silberlösung in die erweiterten intercellulären Zwischenräume (Kanälchen), und in Folge davon erscheinen auf grösserer oder kleinerer Strecke anstatt der feinen Silberlinien die von Arnold beschriebenen breiten Streifchen mit zackigen oder buchtigen Contouren, gerade solche, wie sie Denis[1]) zeichnet, der ihre Erscheinung durch Zusammenfliessen der Stomata (confluence des stomates) erklärt. — Analoge Bilder erhält man im Epithelüberzuge normaler seröser Häute nach Einführung von Indigocarminlösung in das Blut eines lebendigen Frosches, nach dem Niederschlagen des in die intercellulären Kanälchen eindringenden Farbstoffes durch Irrigation der serösen Haut mittelst einer Kochsalzlösung von 1,5% nach Arnold's Methode. Die breiten intercellulären blauen Linien mit unregelmässigen Contouren, die dabei zu sehen und bei Arnold abgebildet (Virchow's Archiv, Bd. 66, Taf. V Fig. 1, 2) sind, wurden von diesem Forscher für gefärbte intercelluläre Zwischenschichten der flüssigen oder sehr zähweichen Kittsubstanz gehalten.

Ausgezeichnete Präparate von erfüllten Intercellulärkanälchen kann man mit Hülfe der Behandlung des Pleuroperitonealepithels mit Osmiumsäure nach meiner Methode erhalten, wenn man anstatt meiner Reductionsflüssigkeit (Entwickler) oder reiner Tanninlösung die letztere mit Glycerin gemischt (auf 6—8 Volum 5—10% Tanninlösung 1 Th. Glycerin) nimmt. Solche Lösung dringt

1) La Cellule. Tome. V, 1. fasc. Pl. II. Fig. 30, 35.

ziemlich leicht ins Innere der Kanälchen und, indem sie sich beim Zusammentreffen mit Osmiumsäure gesättigt grauschwarz färbt, macht sie dieselben deutlich sichtbar, um so mehr, als die Zellen selbst dabei fast ungefärbt bleiben. Die Injection ist immer vollkommener in dem Falle, wenn das subepitheliale Gewebe vorher ausgedehnt worden ist, wenn sich zwischen den Rändern der Zellendeckplatten in Folge partiellen Auseinanderweichens derselben Oeffnungen (Stigmata, Stomata) gebildet haben. Combinirt man die erwähnte Behandlung mit Silberbehandlung, so erhält man noch demonstrativere Präparate, an welchen nicht nur die injicirten Kanälchen, sondern auch die versilberten Grenzen zwischen den Rändern der dieselben von oben bedeckenden Deckplatten deutlich zu sehen sind (Fig. 12). An solchen Präparaten sehen wir bei oberflächlicher Einstellung des Mikroskops ein Netz von feinen schwarzen Linien, die von einer grösseren oder geringeren Anzahl Stigmata und Stomata unterbrochen sind, je nach dem Grade der vorläufigen Ausdehnung des subepithelialen Gewebes, und unter diesen Linien bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops ziemlich breite grauschwarz gefärbte Streifchen, richtiger Schnüre, die von beiden Seiten mit Einschnürungen versehen sind, welche den Abgangspunkten der anastomosirenden Fortsätze von den Seitenflächen der benachbarten Zellen entsprechen.

Ich habe viele Male versucht, die von mir beschriebenen Kanälchen mit einer Injectionsmasse (Berlinerblaulösung, Asphaltlösung in Benzol etc.) von Seiten der Lymphgefässe mittelst Injection der letzteren durch Einstich in das Gewebe der Pleura und des serösen Ueberzugs des Diaphragmas zu füllen, doch ohne jeglichen Erfolg. Bei gelungenen (vorsichtigen) Injectionen erhält man immer ein geschlossenes Netz der Lymphgefässe und nur bei übermässiger Druckerhöhung, bei künstlichen Rissen der Gefässwand dringt die Masse bis an die freie Oberfläche der serösen Haut. — Ein direkter Zusammenhang der intercellulären Kanälchen des Pleuroperitonealepithels mit den Lymphcapillaren, ein direkter Uebergang der einen in die anderen existirt ohne Zweifel nicht.

Weiterhin konnte ich mich nicht vom Vorhandensein irgend welcher präformirter Oeffnungen im Pleuroperitonealepithel überzeugen, eben so wenig davon, dass die Pleuroperitonealhöhle in

offener Verbindung mit dem Lymphgefässsystem steht, dass sie eine directe Fortsetzung des letzteren darstellt, dass sie nichts weiter als ein Lymphsinus ist.

Obgleich ich auf Grund meiner eigenen Forschungen es für unzweifelhaft halte, dass die versilberten Stigmata und Stomata den Oeffnungen zwischen den Zellen entsprechen, und nicht, wie das viele Histologen der Gegenwart annehmen, als Kunstprodukt erscheinen, welches von einer unzweckmässigen Silberbehandlung des Pleuroperitonealepithels abhängt, so will ich doch dieselben noch lange nicht als präformirte Oeffnungen ansehen. Im normalen Epithel an einer und derselben Stelle, bei Thieren einer und derselben Art, desselben Alters u. s. w. sind sie bald gar nicht vorhanden, bald kommen sie in höchst unbedeutender und keineswegs gleicher Anzahl vor, so dass von einer Präformation derselben keine Rede sein kann.

Da die Ausdehnung des Grundgewebes, auf dem das Epithel sitzt, unvermeidlich das Erscheinen von Stomata und Stigmata in diesem letzteren zur Folge hat, die, wie schon erwähnt, dabei vollkommen gesetzlich auftreten, dank der von mir beschriebenen Structur der Zellen, und der Art und Weise ihres Zusammenhanges, so ist es natürlich zu vermuthen, dass auch unter gewöhnlichen Verhältnissen die Ursache des Erscheinens von Stomata und Stigmata die willkürlichen oder unwillkürlichen mechanischen Einwirkungen auf das Object sind, welches zur Silberbehandlung bestimmt ist; wenigstens wird eine grössere oder kleinere Anzahl von denselben angetroffen, wenn man das mit Epithel bekleidete Gewebe vorher zerrt, ausdehnt u. s. w., bei vorsichtiger Behandlung des Objects dagegen werden sie entweder gar nicht angetroffen, oder kommen nur in minimaler Anzahl vor. Da sie an manchen Stellen, hauptsächlich im Epitheliüberzuge der Pleura intercostalis und der Abdominalfläche des Diaphragmas, ungeachtet der allergrössten Vorsichtsmaassregeln beim Präpariren, zuweilen dennoch vorkommen, so kann ich nicht fest behaupten, dass sie auch in solchen Fällen unbedingt künstlich hervorgerufen wären. Es liegt indessen nichts unwahrscheinliches darin, dass sich an den erwähnten Stellen die Oeffnungen zwischen den Zellen auch während des Lebens des Thieres infolge einer mehr oder minder bedeutenden Ausdehnung des subepithelialen Gewebes bei tiefem Einathmen hätten bilden können, besonders

an der Abdominaloberfläche des Diaphragmas, dessen seröser Ueberzug dort, wo in oder unter demselben Lymphgefässe liegen, einen mehr lockeren Bau besitzt (Ludwig u. Schweigger-Seidel u. A.) und deshalb hier mehr dehnbar ist. An diesen mehr dehnbaren Stellen, die mit kleinzelligem Epithel bedeckt sind, kommen die Stigmata und Stomata am häufigsten vor, die sich gewöhnlich in den Punkten der gegenseitigen Berührung der Zellen befinden, d. h. dort, wo diese letzteren am leichtesten von einander weichen können. Man kann sie in eben solchem kleinzelligen Epithel antreffen, das den Stellen im darunterliegenden Gewebe entspricht, wo die eigenthümlichen von Maffuci[1]) beschriebenen Lymphfollikel vorhanden sind, welche reichlich mit Blutgefässen versehen sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sie auch hier beim lebendigen Thiere bei einem gewissem Grade von Spannung des subepithelialen Gewebes erscheinen könnten, wobei die Leukocyten frei durch dieselben in die Pleuroperitonealhöhle auswandern können.

Wie dem auch sein mag, jene Thatsache, dass sowohl auf der Pleura intercostalis, als auch an der abdominalen Oberfläche des Diaphragmas und an anderen Stellen häufig gar keine Oeffnungen zwischen den Epithelzellen vorkommen, spricht gerade dafür, dass sie kein Structurzubehör des Pleuroperitonealepithels darstellen; wenn sie auch während des Lebens des Thieres erscheinen, so erscheinen sie jedenfalls nur zeitweilig bei einem gewissen Grade der Ausdehnung des Pleuroperitonealepithels, aus welchen Ursachen dies auch sein mag. Für Verbindungsbahnen der Pleuroperitonealhöhle mit dem Lymphgefässsystem können sie deshalb auf keine Weise gelten. Solche Bahnen giebt es in Wirklichkeit nicht, die Lymphgefässe münden nicht in die Pleuroperitonealhöhle, ihr Endothel steht nirgends, (im Widerspruch mit Klein's Angaben[2]), in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem Epithelüberzug der Pleuroperitonealhöhle.

Meine eigenen Untersuchungen überzeugten mich vollkommen von der Richtigkeit der Angaben von Tourneux et Herrmann, dass durch und durch gehende Löcher im Septum cisternae lymphaticae magnae beim Frosche, mittelst welcher, wie das viele Forscher annehmen, die Bauchhöhle dieses Thieres

1) Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresb. Bd. IX. 1. Abth. S. 92.
2) l. c. Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresb. Bd. IV. S. 153.

mit dem Lymphgefässsystem communicirte, gar nicht vorhanden sind. Sie existiren nur im Grundbindegewebe der Membran (neben den von Tourneux et Hermann beschriebenen kegelförmigen Einsenkungen in diesem Gewebe an der zur Bauchhöhle gewendeten Seite der Membran), doch an beiden Flächen derselben sind sie mit Zellen zugedeckt. An der Abdominalfläche der Membran sind die Seitenabhänge dieser kraterförmigen Löcher mit den Enden der um jedes derselben herum radiär angeordneten platten Epithelelementen ausgekleidet, welche von allen Seiten einer oder mehreren kleinen protoplasmatischen Epithelzellen, die sich am Boden der Löcher befinden, dicht anliegen, dieselben theilweise bedeckend. Die kleinen Epithelzellen verdecken vollkommen die untere Oeffnung des Loches von der Abdominalseite der Membran her; an der anderen Fläche der letzteren, die der Lymphcisterne zugewendet und auf der ganzen Strecke mit Endothel bedeckt ist, entspricht die Stelle der Oeffnung im Grundgewebe dem Punkte der Convergenz von mehreren, gewöhnlich drei Endothelzellen. Bildet sich in diesem Punkte künstlich infolge einer Ausdehnung des Gewebes eine Oeffnung, so erblickt man bei Durchmusterung der Membran von der lymphatischen Fläche tiefer liegende kleine protoplasmatische Elemente des Abdominalepithels (welche Ranvier für Leukocyten hält). Wenn zufolge derselben Ursache eine Oeffnung zwischen diesen kleinen Epithelzellen erschienen ist, oder wenn eine von den letzteren herausgefallen ist, so erscheinen sowohl auf der einen als auch an der anderen Seite der Membran die von Klein abgebildeten (Grundzüge der Histologie Fig. 54 u. 55) mit den „Keimzellen" besäumten Stomata. In der Membran, die sich im Zustande einer natürlichen, physiologischen Ausdehnung befindet, sind durch und durch gehende Löcher nicht wahrzunehmen. Die letzteren sind also nichts weiter, als ein Kunstproduct, dass durch die anomale Ausdehnung des Gewebes erzeugt worden ist; ein offener Zusammenhang der Bauchhöhle mit der Cisterna lymphatica magna existirt nicht.

Was die Ranvier'schen lymphatischen Brunnen anbelangt, die, wie er behauptet, beim Kaninchen die Bauchhöhle mit den lymphatischen Spalten des Diaphragmas verbinden sollen, so ist die Unwahrscheinlichkeit der Existenz derselben dank den Untersuchungen von Tourneux et Herrmann in dem Grade

bewiesen worden, dass man von ihrer Existenz kaum noch sprechen kann. Die kleinen protoplasmatischen Epithelzellen, welche Ranvier für Leukocyten hält, die nach seiner Meinung die Oeffnungen dieser Brunnen an der Abdominalfläche des Diaphragmas zudecken sollen, sind, wie schon oben gesagt, mit Härchen bedeckt und können daher nicht Leukocyten sein.

Hier muss ich bemerken, dass die Thatsache, dass das Pleuroperitonealepithel beim Menschen und bei den Säugethieren (wenigstens bei den von mir untersuchten) mit Härchen bedeckt ist, mich berechtigt, a priori zu behaupten, dass die Pleuroperitonealhöhle keine unmittelbare Fortsetzung des Lymphgefässsystems sei und überhaupt nicht zum Gefässsystem gehöre, da das Gefässendothel sich morphologisch von dem Pleuroperitonealepithel unterscheidet: sowohl bei Säugethieren als auch bei anderen Wirbelthieren ist dasselbe immer und überall nackt. Ich habe mich besonders für die Härchen von dieser Seite interessirt, dieselben wenigstens bei irgend einem Thiere im Endothel, wenn nicht der Lymph-, so doch wenigstens der Blutgefässe (was eigentlich ein und dasselbe wäre) aufzufinden gesucht, aber was nicht da ist, ist auch nicht zu finden. Die vollkommene Abwesenheit derselben im Gefässendothel, glaube ich, unterliegt keinem Zweifel. Paladino sagt (l. c.), dass im Blute von reifen Meerschweinchenembryonen Zellen, die grösser sind als die Leukocyten, und rudimentäre Flimmercilien besitzen, vorkommen; diese Zellen hält er für abgefallene Elemente des Gefässendothels. Mit Blutuntersuchungen bei Embryonen habe ich mich nicht beschäftigt und kann nicht sagen, was Paladino gesehen hat, doch kann ich behaupten, dass die Gefässendothelzellen nicht nur bei reifen und unreifen Meerschweinchenembryonen, sondern auch bei Embryonen anderer Säugethiere (Kaninchen, Katze, Hund, Ratte) immer und überall nackt sind. Als bester Indicator für das Vorhandensein von Härchen erscheint die sich theilende Zelle, — an derselben sind sie stets etwas länger und dicker und nach der Behandlung mit Osmiumsäure nach meiner Methode treten sie mit grosser Deutlichkeit hervor. Ich habe Massen von sich theilenden Zellen im Endothel der Blutgefässe der verschiedensten Körperregionen gefunden, konnte aber an keiner einzigen von denselben irgend welche Spur von Härchen bemerken, — sie sind ganz nackt.

Der von mir notirte morphologische Unterschied zwischen dem Pleuroperitonealepithel und dem Gefässendothel bei Abwesenheit irgend welcher präformirten Oeffnungen im ersteren, durch welche oder an Stelle welcher die Pleuroperitonealhöhle in directem Zusammenhange mit dem Lymphgefässsystem stände, weist darauf hin, dass diese Höhle eine selbständige, von dem Gefässsystem gesonderte Bildung darstellt.

Die Thatsache des Eindringens der in Flüssigkeit suspendirter fein zertheilter fester Partikelchen aus der Pleura- und Bauchfellhöhle in die Lymphgefässe spricht noch gar nicht gegen Isolirtheit der Pleuroperitonealhöhle vom Lymphgefässsystem oder gegen die Abwesenheit in dem Zellüberzuge dieser Höhle präformirter Stomata, die in das Lumen der Lymphgefässe führen; solche Stomata giebt es auch im Darmepithel nicht, doch die Abwesenheit derselben hindert nicht die Fettemulsion in die Lymphbahnen der Zotte einzudringen.

Die Isolirtheit der Pleuroperitonealhöhle vom Gefässsystem ist, wie mir scheint, eine gerade so unbezweifelbare Thatsache, wie die Thatsache des Eindringens fester in Flüssigkeit suspendirter Theilchen aus ihr in die Lymphgefässe. Die Ursache der Durchgängigkeit des Pleuroperitonealepithels für diese Theilchen, bei Abwesenheit präformirter Oeffnungen in demselben, hängt natürlich von seiner Structur, von der Art und Weise des gegenseitigen Zusammenhanges seiner Zellelemente ab, dank dem sich zwischen ihnen bei einem gewissen Grade der Ausdehnung des subepithelialen Gewebes Oeffnungen bilden können, und dies kann um so leichter geschehen, als bei Einführung der erwähnten festen Theilchen in die seröse Höhle die letzteren einen Reiz auf die Epithelzellen ausüben müssen. So viel ich darüber auf Grund einiger von mir angestellten Versuche mit Einspritzung von fein zertheilter Tusche (auch Carmin) in physiologischer Kochsalzlösung in die Bauchfell- und Pleurahöhle des Kaninchens urtheilen kann, darf ich sagen, dass die Epithelzellen dabei einige Stunden (3—6—10) nach dem Einspritzen nicht ganz normal bleiben. In ihnen beginnen leichte Entzündungsveränderungen, ihr Protoplasma contrahirt sich, infolge davon werden dieselben aus platten Gebilden mehr oder weniger convex, und beim Zusammenziehen des Protoplasmas, bei Abrundung der Zellen, besonders der kleinen, die reich an Protoplasma und deshalb mehr zusammen-

ziehungsfähig sind, können sich leicht zwischen ihnen Oeffnungen bilden. Die letzteren kommen zwischen den Zellen (besonders zwischen den kleinen protoplasmatischen) im Epithelüberzuge der Pleura intercostalis und der Abdominalfläche des Diaphragmas in solchen Fällen in einer grösseren oder geringeren Anzahl vor, wobei nicht selten in denselben (auf der Abdominalfläche des Diaphragmas) Theilchen von den eingeführten Farbstoffen (Tusche, Karmin) angetroffen werden.

Eine genaue Antwort auf die Frage, wo und auf welche Weise die festen Theilchen aus den serösen Höhlen in die Lymphgefässe eindringen, kann ich gegenwärtig nicht geben, da meine betreffenden Untersuchungen ungenügend sind. Auf jeden Fall, angesichts der oben beschriebenen Structur des Pleuroperitonealepithels und, wie wir gleich sehen werden, der identischen Structur des Gefässendothels, ungeachtet der Abwesenheit von präformirten Oeffnungen in diesem und jenem, stellt die Thatsache des Eindringens fester in Flüssigkeit suspendirter Theilchen aus den serösen Höhlen in die Lymphgefässe, eine nicht ganz physiologische Thatsache, sondern theilweise (wie ich annehme) pathologische, nichts paradoxes vor.

Die Structur des darunterliegenden subepithelialen Gewebes ist in diesem Falle unstreitig von grosser Bedeutung, wie dies Bizzozero e Salvioli's[1]) Untersuchungen zeigen. Die Frage über den Bau dieses Gewebes habe ich bei meinen Untersuchungen fast gar nicht berührt.

Hiermit schliesse ich die erste Hälfte meiner Arbeit — die Beschreibung der Formeigenschaften des archiblastischen Pleuroperitonealepithels und gehe zum zweiten Theile derselben über, — zur Beschreibung des Endothels der Blut- und Lymphgefässe, das sich aus dem Parablast entwickelt.

Doch bevor ich davon spreche, muss ich ein wenig ausholen und davon reden, was unlängst Ranvier[2]), der sich mit derselben Frage, wie ich, beschäftigte, gefunden hat. Mit Hülfe der Behandlung der Objecte mittelst Osmiumsäure und nachfolgender Färbung mit Methylviolett 6 B ist es ihm gelungen,

1) Hoffmann's u. Schwalbe's Jahresber. Bd. V. S. 180. Bd. VI. 1. Abth. S. 138.

2) l. c.

beim Meerschweinchen im Zellüberzuge des Omentum majus eine Structur zu entdecken, welche etwa jener ähnlich ist, die ich mit Hülfe meiner Methode im Pleuroperitonealepithel der Wirbelthiere aller Klassen gefunden habe.

Ranvier fand, dass die Endothelzelle (Epithelzelle) von den benachbarten nicht vollkommen abgesondert ist, sondern nur an der freien Oberfläche, wo sie das Aussehen einer dünnen Platte hat, die aus einem verdichteten Protoplasma gebildet ist; die Grenzen dieser Platte werden bei Silberimprägnation zum Vorschein gebracht. Das unter der Platte liegende Protoplasma, welches den Kern enthält, ist nicht vom Protoplasma der benachbarten Zellen abgesondert, sondern setzt sich ununterbrochen von einer Zelle zur anderen als anastomosirendes Netz fort, dessen Balken radiär von den Zellkernen ausgehen. Bei Entzündung, die durch Einführung in die Bauchhöhle des lebendigen Thieres von sechs Tropfen Höllensteinlösung (3 : 1000) hervorgerufen wird, verlieren die Endothelzellen nach 24 Stunden ihre Platten, einige von ihren Protoplasmanetzbalken verschwinden, andere dagegen erleiden eine bedeutende Hypertrophie, infolge dessen sich der Endothelüberzug des Omentum in ein aus sternförmigen, mit ihren Ausläufern anastomosirenden Zellen bestehendes Netz verwandelt, die den Bindegewebszellen vollkommen ähnlich sind, welche sie auch darstellen. Später fallen sie an vielen Stellen ab, und die übrig bleibenden vermehren sich energisch durch Karyokinese. Nach vier Tagen geschieht die Wiederherstellung des Endothelüberzugs sehr rasch, dabei werden die Bindegewebszellen wieder zu Endothelzellen.

Ich habe schon oben gesagt, dass ich es für ganz unthunlich halte, die Elemente des Pleuroperitonealepithels den Bindegewebszellen gleichzustellen; was die Angabe Ranvier's anbetrifft, dass bei Entzündung der oberflächliche Theil der Zelle (die Deckplatte) verschwindet und die Zelle ganz sternförmig wird, so kann ich sagen, soviel ich darüber auf Grund eigener Untersuchungen über den entzündeten Epithelüberzug der Pleura urtheilen darf, dass Ranvier's Angabe nicht dem entspricht, was in Wirklichkeit vorkommt. — Ich habe seine Mittheilung gelesen, nachdem meine Arbeit schon ganz beendigt war. Es sei hier bemerkt, dass die von mir beschriebene complicirte Structur der Elemente des Pleuroperitonalepithels noch lange vor dem Er-

scheinen im Drucke der Mittheilung von Ranvier durch mich entdeckt und in Charkow dem Herrn Prof. Kultschitzky, in Moskau dem jetzt verstorbenen Prof. Babuchin (in dessen Laboratorium ich meine Arbeit gemacht habe) und seinem Prosector und jetzigen Nachfolger Prof. Ognew, sowohl, als den anderen Mitgliedern des histologischen Laboratoriums zu Moskau demonstrirt worden ist. Nach dieser kleinen Abschweifung werde ich zur Beschreibung der Structur des parablastischen Gefässendothels übergehen.

Bis zur letzten Zeit, vor dem Erscheinen im Drucke meiner vorläufigen Mittheilung[1]) über diese Arbeit, sind, so viel ich weiss, keine factischen Angaben über die complicirte Structur der Gefässendothelelemente im Einzelnen, über die organische Art ihres Zusammenhanges von irgend welchem Forscher gemacht worden. Solchen Zusammenhang hat Lawdowsky, wie uns bekannt ist, sogar für unmöglich gehalten. Subbotin widersprechend, der annimmt, dass die Gefässendothelzellen durch unsichtbare Anastomosen unter einander verbunden wären, hat ersterer entschieden erklärt, dass gar keine Anastomose zwischen ihnen existire und existiren könne, weil das Endothel, wie er sagt, noch lange kein Epithel sei.

Mit Hülfe meiner Behandlungsmethode mit Osmiumsäure (s. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie u. f. mikrosk. Technik. Bd. IX, H. 1, S. 42—43) ist es mir aber gelungen, ausfindig zu machen, dass die Gefässendothelelemente in der That mit einander organisch verbunden sind, doch keineswegs so, wie es sich Subbotin gedacht hat, sondern vollkommen analog den Zellen des Pleuroperitonealepithels, von welchem sich das Gefässendothel nur dadurch unterscheidet, dass die Zellen desselben bei Wirbelthieren aller Klassen nackt, und im Pleuroperitonealepithel bei Säugethieren und theilweise bei Amphibien an der freien Oberfläche mit Härchen oder mit Flimmercilien versehen sind; im Uebrigen besitzt das Gefässendothel eine mit dem Pleuroperitonealepithel identische Structur. Wie auch das letztere, besteht dasselbe nicht aus abgesonderten Zellindividuen, sondern stellt eine Zellencolonie vor; in jeder Zelle dieser letzteren kann man zwei deutlich ausgeprägte Theile derselben unterscheiden, wie in den Elementen

1) l. c.

des Pleuroperitonealepithels, nämlich einen tieferliegenden, protoplasmatischen Theil, welcher den Kern enthält, und einen oberflächlichen — die Deckplatte. Das Verhältniss dieser beiden Theile der einen Zelle zu den entsprechenden Theilen der benachbarten Zellen ist gerade so, wie auch in den dünnen Elementen des Pleuroperitonealepithels, welche, wie uns schon bekannt ist, als Hauptstructurelement dieses Epithels erscheinen und zwischen welchen keine besonderen oberflächlichen und tiefer liegenden Anastomosen vorhanden sind; es existirt aber nur eine Schicht anastomosirender Fortsätze, welche zu gleicher Zeit die protoplasmatischen Theile der benachbarten Elemente und von unten die Ränder ihrer Deckplatten verbinden, die letzteren im Zusammenhange haltend.

Auf solche Weise besitzen das Gefässendothel und das Pleuroperitonealepithel eine gleiche Structur. Die Abwesenheit der Anhänge an der freien Oberfläche der ersteren (Härchen, Flimmercilien), die dem letzteren eigen sind, weisen auf den zwischen ihnen existirenden morphologischen Unterschied hin, welcher a priori nicht erlaubt, die Pleuroperitonealhöhle zum Gefässsystem zu rechnen; doch schon dieser Unterschied allein, bei Gleichheit der übrigen Formeigenschaften des Gefässendothels und des Pleuroperitonealepithels berechtigt uns auf keine Weise, das sich aus dem Parablast entwickelnde Gefässendothel vom archiblastischen Pleuroperitonealepithel, folglich auch vom echten Epithel überhaupt zu sondern. Von dem letzteren unterscheiden sich weder das eine noch das andere nach ihren Formeigenschaften durch etwas Wesentliches. Beide sind nur zwei verschiedene Arten des Epithelgewebes, welches sowohl der Archiblast als auch der Parablast produciren. — Weiter werde ich das Gefässendothel als Epithel bezeichnen.

Die Structurelemente des Gefässepithels, wenn man nicht das von van Beneden beschriebene Curiosum und die Möglichkeit andere ähnliche oder Curiosa anderer Art aufzufinden, in Erwägung zieht, zeigen sich immer und überall platt; in den Blutcapillaren und in den Lymphgefässen sind sie äusserst dünn, in den Arterien und Venen, besonders in den ersteren, besitzen sie eine bemerkbare Höhe, aber eine etwas bedeutende Dicke erreichen sie weder bei höheren noch bei niederen Wirbelthieren. Obgleich ihre Dicke bei verschiedenen Graden der Spannung

der Gefässwandungen auch nicht dieselbe bleibt, so existirt dennoch kein scharfer Unterschied, der dem ähnlich wäre, von welchem Renaut[1]) spricht: sowohl in den zusammengefallenen als auch in den mit Blut stark ausgefüllten kleinen Arterien, abgesehen von den Capillaren, bleiben die Gefässepithelzellen platt und mehr oder weniger dünn. In Folge ihrer Dünne sind streng genommen zwischen ihnen keine echten Kanälchen vorhanden, und es giebt nur schmale, niedrige, von oben von den Rändern der Zellendeckplatten bedeckte Zwischenräume, welche mittelst sehr kurzer feiner querer oder schräger protoplasmatischen Brückchen (anastomosirender Fortsätze) in eine Reihe kleiner ovaler oder rundlicher (natürlich nicht ganz isolirter) Kammern abgetheilt sind, deren Boden das darunterliegende Gewebe (Tunica intima) bildet; die Seiten — die protoplasmatischen Brückchen und die entsprechenden Theile des Protoplasmas der benachbarten Zellen und die Decke bilden die unverbundenen Stellen der sich gegenseitig berührenden Ränder der Deckplatten[2]). Dort, wo mehrere Zellen zusammenstossen, ist die Breite des sie von einander trennenden Zwischenraumes gewöhnlich etwas grösser, dementsprechend sind die Anastomosen (Brückchen) zwischen ihnen etwas länger, sie sind hier zuweilen nicht ganz regelmässig angeordnet. Es ist zu bemerken, dass im Epithel der Arterien die intercellulären Anastomosen feiner sind und etwas näher nebeneinander liegen als im Epithel der Venen und Lymphgefässe (Fig. 15, 16, 17). Weniger schmale intercelluläre Zwischenräume und demgemäss längere Anastomosen sind dem Epithel der grossen Gefässverästelungen und Stämme eigen; was aber die kleinsten Arterien und Venen anbelangt, so sind hier die anastomosirenden Fortsätze der Epithelzellen viel kürzer, obgleich sie dabei ge-

1) Archives de physiologie. 1881. p. 191.

1) Das Aufeinanderliegen der Zellenränder, von dem Subbotin spricht, existirt in Wirklichkeit nicht und zwar nicht nur im Gefäss-, sondern auch im Pleuroperitonealepithel; nicht ausgenommen den Epithelüberzug des Omentum majus (in Widerspruch mit Lawdowsky's Angaben). Die Bilder, die das Hintereinandertreten der Ränder der Deckplatten simuliren, sind dann zu sehen, wenn die Silberlösung in's Innere des intercellulären Zwischenraumes dringt, wenn längs den feinen schwarzen Linien (den Grenzen zwischen den Deckplatten), unter diesen letzteren mehr oder minder intensiv mit Silber tingirte, breite, intercelluläre Streifchen (s. oben) wahrgenommen werden.

rade so deutlich zu sehen sind, wie in den grossen Gefässstämmen, viel weniger deutlich treten sie nur in den Capillaren hervor, wo sie, der unbedeutenden Dicke der Zellen und der Enge der intercellulären Zwischenräume entsprechend, sehr dünn und sehr kurz sind. Es ist zu bemerken, dass die Länge der anastomosirenden Fortsätze und die Breite der intercellulären Zwischenräume im Gefässepithel, wie auch im Pleuroperitonealepithel, grossen Veränderungen unterworfen ist. Dies kann nicht nur von der Zusammenziehungsfähigkeit des Zellenprotoplasmas, sondern auch von der nicht immer und überall nicht gleichen Ausdehnung der Gefässwand bei der Injection abhängig sein. — In den Capillaren sieht man nach der Behandlung nach meiner Methode mit Osmiumsäure zwischen den gräulich schwarz gefärbten protoplasmatischen Theilen der benachbarten Zellen längs den Grenzen zwischen den (fast ungefärbten) Deckplatten eine Reihe nur sehr kleiner neben einander liegender rundlicher oder ovaler heller Fleckchen (Kammern), ähnlich dem, als wenn Vacuolen an der Verschmelzungsstelle des Protoplasmas der einen Zelle mit dem Protoplasma der benachbarten eingelagert wären. Das Vorhandensein eines tiefliegenden protoplasmatischen Theiles in den Zellen des Epithels der Capillargefässe macht erstens die von Goluben, Stricker u. A. bemerkte Thatsache des Contractionsvermögens der Capillargefässwandung verständlich, und stellt — zweitens — als nothwendiges Postulat das Vorhandensein einer äusseren Grundsubepithelhaut (deren Gegenwart von Ranvier und einigen anderen Forschern zugelassen wird) in dieser Wandung hin, obgleich es mir bisher nicht gelungen ist, dieselbe klar und deutlich darzustellen.

Man kann a priori sagen, dass wenn eine solche Haut existiren sollte, woran kaum zu zweifeln ist, dieselbe durchlöchert sein müsste, weil die Wandung der Capillaren sonst nicht durchgängig für die Formelemente des Blutes wäre. — Zerzupft man unter dem Präparirmikroskop in einem Tropfen Glycerin Wandungen von sehr kleinen, zum Präpariren kaum geeigneter Arterien und Venen aus der Pia mater (nach der Behandlung mit Osmiumsäure nach meiner Methode), so gelingt es zuweilen (leichter in den Arterien, als in den Venen), Stückchen einer sehr dünnen homogenen Intima zu erhalten, die theilweise oder vollkommen frei von Epithel sind. Dank der intensiv grauschwarzen Färbung der Intima, treten ihre kleinen rundlichen oder ovalen

Löcher an solchen Präparaten sehr deutlich hervor. Es ist leicht zu sehen, dass diese Löcher vorzugsweise längs den intercellulären Zwischenräumen des Epithels liegen. Eine derartige Anordnung derselben ist desto regelmässiger, je kleiner das Kaliber des Gefässes ist, aber auch in den grösseren, wie z. B. in der A. basilaris des Kaninchens, in Zweigen der A. und V. mesentericae (Gefässstrahlen) im Mesenterium der jungen Katze etc., ist ihre Anordnung auch keine unregelmässige. — Die Intima ist auch hier durchlöchert, hauptsächlich an der Stelle der Zwischenräume zwischen den auf ihr befindenden Zellen des Gefässepithels. Es ist höchst wahrscheinlich, dass die durchlöcherte Intima der Arterien, sich verjüngend, sich direct auf die Capillaren fortsetzt, obgleich hier, wie schon gesagt, es auch nicht gelingt, die äussere Grundhaut deutlich zu sehen.

Das sind die Details, welche es mir gelungen ist in der Structur und in Betreff der gegenseitigen Verhältnisse der Gefässepithelelemente zu einander ausfindig zu machen. — Davon, dass sich zwischen den Zellen dieses Epithels ein Cement (Kittsubstanz) befände, kann selbstverständlich keine Rede sein, da sie in Wirklichkeit unter einander organisch verbunden sind. Die bei Silberbehandlung zum Vorschein kommenden schwarzen Linien stellen wahrscheinlich nichts anders vor, als eine versilberte Capillarschicht des Blutplasmas, welche sich zwischen den Rändern der Deckplatten befindet. Wie auch im Pleuroperitonealepithel, wird auch im Gefässepithel, unter der Bedingung einer vorläufigen (vor der Silberbehandlung) oder gleichzeitigen (während der Silberbehandlungen selbst) Ausdehnung des subepithelialen Gewebes (der Gefässwandung) stets eine grössere oder geringere Menge schwarzer Fleckchen und Ringe — Stigmata und Stomata — angetroffen, welche keineswegs ein zufälliges Product der Versilberungsmethode selbst darstellen, sondern als Ausdruck der Oeffnungen erscheinen, welche sich dank der Structur der Gefässepithelzellen bilden, in Folge der ihnen eigenen Art und Weise des gegenseitigen Zusammenhanges, ganz gesetzlich und unvermeidlich bei jeder mehr oder minder bedeutenden Ausdehnung der Gefässwandung, sei es eine kleine Arterie, Vene, Capillare, oder ein Lymphgefäss oder die Aorta.

Injicirt man die Gefässe, nachdem man vorläufig das Blut mittelst destillirten Wassers ausgezogen hat, mit irgend einer Sil-

bersalzlösung absichtlich unter hohem Drucke, so erhält man immer im Epithel der mehr dehnbaren Capillaren und kleinen Venen (häufig auch in den Arteriolen) eine grössere oder geringere Menge von Stomata und Stigmata, obgleich eine so regelmässige perlschnurförmige Anordnung derselben, wie das unter analogen Verhältnissen im Pleuroperitonealepithel der Fall ist, im Gefässepithel gewöhnlich nicht vorkommt. Man findet sie am häufigsten an den Punkten des gegenseitigen Zusammentreffens mehrerer Deckplatten, d. h. dort, wo die Breite der intercellulären Zwischenräume gewöhnlich eine etwas bedeutendere ist, wo die Ränder der Deckplatten am leichtesten auseinander weichen können, doch werden sie auch zerstreut auf der Strecke zwischen je zwei benachbarten Deckplatten angetroffen; in beiden Fällen, wie sich denken lässt, den Punkten entsprechend, wo längs der intercellulären Zwischenräume in der Intima Löcher vorhanden sind, wo dieselbe und folglich auch das sie bedeckende Epithel, am meisten dehnbar ist. Die Thatsache, dass bei der Ausdehnung der Capillarwandung die Ränder der Deckplatten nicht an allen von unten durch anastomosirende Fortsätze (Brückchen) unverbunden bleibenden Punkten, sondern nur an manchen Stellen auseinanderweichen, weist direct auf das Vorhandensein einer subepithelialen Grundhaut hin, die nicht überall gleich dehnbar, d. h., aller Wahrscheinlichkeit nach, durchlöchert ist.

Präformirte Oeffnungen zwischen den Zellen des Gefässepithels, wie auch im Pleuroperitonealepithel sind nicht vorhanden, doch dank der Structur dieser Zellen, dank ihrer gegenseitigen Beziehungen zu einander, ist es höchst wahrscheinlich, dass die minimalen zeitweiligen Oeffnungen zwischen denselben in den Capillaren physiologisch, jedes Mal bei erhöhtem Blutzufluss, entstehen. Dafür spricht direct die von Toldt bemerkte unbezweifelte Thatsache, dass ungeachtet aller Vorsichtsmaassregeln bei der Silberbehandlung (ich meine hauptsächlich die Injection unter schwachem Drucke) in den Capillaren zuweilen hier und dort im Verlauf der schwarzen Linien (der Grenzen zwischen den Deckplattenrändern) runde schwarze Punkte (Stigmata) zum Vorschein kommen. Das Auftreten derselben in diesem Falle erkläre ich mir dadurch, dass die wenn auch unter schwachem Drucke injicirte Silberlösung in die Capillaren und aus ihnen in die Venen nicht überall mit gleicher Leichtigkeit eindringt, und

infolge davon dehnt sie die Wandung derselben nicht überall gleich aus.

Bei Entzündung und venöser Stauung, wie schon Arnold gezeigt hat, fehlen die Stigmata und Stomata niemals; meinerseits füge ich noch hinzu, dass in beiden Fällen dieselben gerade so gesetzlich und unvermeidlich erscheinen, wie auch bei künstlicher Ausdehnung der normalen Gefässwandung. Aus welcher Ursache die entzündliche Erweiterung der Gefässe auch entstehen mag, ist sie einmal schon vorhanden, so müssen sich angesichts der oben beschriebenen Structur des Gefässepithels zwischen den Zellen des letzteren Oeffnungen bilden. Ihre Entstehung muss freilich auch von den entzündlichen Veränderungen der Zellen abhängig sein. Diese Veränderungen habe ich nicht constatiren können — einige von mir gemachten Versuche, das entzündete Gefässepithel mit Osmiumsäure nach meiner Methode zu behandeln, haben keine bestimmten Resultate gegeben, und weitere betreffende Versuche habe ich nicht unternommen, da ich mich mit der Entzündung nur gelegentlich beschäftigte, indem ich es für die Hauptaufgabe hielt, ausführlich die normale Structur des Gefässepithels zu bestimmen. Ich konnte mich nur davon überzeugen, dass in den Anfangsstadien der Entzündung keine bedeutenden Veränderungen in den Zellen auftreten, jedoch sind kleine Oeffnungen — Stigmata — in genügender Menge zwischen ihnen vorhanden. Die Hauptursache des Erscheinens der Oeffnungen zwischen den Zellen des Gefässepithels bei Entzündung liegt wahrscheinlich in der entzündlichen Erweiterung der Gefässe, wobei die entzündlichen Veränderungen der Zellen, welche bei weiterer Entwicklung des Processes stattfinden, ihr Entstehen nur fördern. Angesichts der Identität der Structur des Gefässepithels mit dem Pleuroperitonealepithel, dessen entzündliche Veränderungen ich beobachtet und oben beschrieben habe, kann man glauben, dass sich das Protoplasma auch in den Zellen des Gefässepithels unter Einfluss einer Reizung mehr oder minder contrahire; in Folge davon erweitern sich die intercellulären Zwischenräume und dies kann nicht ermangeln, bei gleichzeitiger Erweiterung des Gefässes, bei gleichzeitiger Ausdehnung seines Epithels, eine leichtere Bildung der Oeffnungen hervorzurufen[1]). Von der Gegenwart

1) Von solcher Art der Veränderungen ist wahrscheinlich auch

der letzteren ist allem Anscheine nach die Durchgängigkeit der Gefässwandung (wenigstens des Epithels) bei Entzündung und venöser Stauung für die farblosen und gefärbten Blutkörperchen abhängig. In dem Erscheinen der Oeffnungen zwischen den Zellen in beiden Fällen liegt, wie man glauben kann, die Grundursache der Auswanderung der Leukocyten und des Durchtritts farbiger Blutkörperchen. Es ist nicht zu leugnen, dass die Leukocyten aus den entzündeten Gefässen dank ihrer Fähigkeit zu amöboiden Bewegungen heraustreten; schon deshalb ist es unmöglich zu leugnen, dass

---

das Eindringen der Silberlösung tief zwischen die Zellen abhängig, oder, was dasselbe ist, die Erscheinung zwischen ihnen bei Silberbehandlung anstatt feiner Linien der von Arnold beschriebenen breiteren. Uebrigens sind auf Arnold's Zeichnungen, auf die er hinweist, diese breiteren Linien nicht deutlich zu sehen (s. Virchow's Archiv. Bd. 65. Taf. IX). In meinen Präparaten habe ich die erwähnten breiteren Linien nicht gesehen, — die Silberlösung dringt gewöhnlich weder unter normalen Verhältnissen, noch bei Entzündung in die intercellulären Zwischenräume des Gefässepithels. Die Möglichkeit des Eindringens derselben darf man selbstverständlich nicht leugnen, doch die breiteren Linien werden jedenfalls nur mit Silber gefärbte intercelluläre Zwischenräume darstellen, aber auf keinen Fall erweiterte und gelockerte Kittsubstanz, die in Wirklichkeit, meiner Meinung nach, nicht existirt. Auf gleiche Weise entsprechen auch die körnigen breiten Streifchen zwischen den Zellen des Epithels der entzündeten Gefässe, welche in dem Falle erscheinen, wenn dem Thiere in's Blut vorher Zinnober eingeführt worden ist (s. Virchow's Archiv. Bd. 65. Taf. IX), nicht den Cementszwischenschichten, in denen sich die Zinnoberkörnchen ablagern, sondern den intercellulären Zwischenräumen, wohin mit dem Blutplasma zusammen diese Körnchen zwischen den Rändern der Zellendeckplatten eindringen, besonders an den Stellen, wo sich zwischen ihnen Oeffnungen gebildet haben. — Von eben solcher Bedeutung sind die mehr oder minder breiten intercellulären Streifchen, die zwischen den Epithelzellen in normalen Gefässen bei Einführung von Zinnober, Tusche, Indigokarmin und gelben Blutlaugensalz ins Blut (s. Arnold, Virchow's Archiv. Bd. 65. S. 77) zum Vorschein kommen. Dabei erhält man zuweilen, insbesondere im letzteren Falle bei nachfolgender Injection der Gefässe mit einer Eisenoxydulsalzlösung, entsprechend den die Zellzwischenräume abtheilenden intercellulären Brückchen, anstatt ununterbrochener, blauer, verhältnissmässig breiter Linien, — blaue, unterbrochene, die einer Kette aus blauen runden oder ovalen kleinen Fleckchen (ungefärbte Kammer) ähnlich sind, welche von einander durch feine helle Striche (ungefärbte anastomosirende Fortsätze (Brückchen) gesondert sind (s. Arnold, Virchow's Archiv. Bd. 66. Taf. V, Fig. 5).

sie bei venöser Stauung, wenn die Ueberfüllung des Blutes mit CO_2 ihre activen Bewegungen paralysirt (Binz, Lawdowsky u. A.), fast gar nicht heraustreten (Cohnheim, Arnold, Binz u. A), doch ist es kaum in Abrede zu stellen, dass die Leukocyten, aus den Gefässen herauskriechend, sich den Weg nicht selbst bahnen, sondern durch fertige, früher entstandene Oeffnungen auswandern. Selbstverständlich können wir, wenn wir an der Stelle der versilberten Stigmata und Stomata Leukocyten antreffen, die in die Gefässwandung eingeklemmt sind, nicht sagen, ob sie durch fertige Oeffnungen heraustreten, oder sich selbst den Weg gebahnt, durch eigene Kräfte die von unten durch Anastomosen verbundenen Ränder der Zellendeckplatten auseinandergeschoben hätten; aber jedenfalls wäre es etwas sonderbar, zuzulassen, dass der Leukocyt an den schon entstandenen Oeffnungen vorübergehe und sich bemühe, unbedingt die Oeffnung selbst zu machen, um so sonderbarer, als derartige Bemühungen von seiner Seite wahrscheinlich nichts erzielen würden: durch die dicht aneinander liegenden, von unten her verbundenen Ränder der Deckplatten hindurchdringen, sie auseinanderschieben, vermöge seiner Schwere, durch seine Masse wirkend, kann er selbstverständlich nicht, da seine Masse, viel weniger noch die Masse seines amöboiden Fortsatzes ganz unbedeutend ist, und Hindernisse bei winziger Masse durch Schnelle seiner Bewegung überwältigen kann er auch nicht, da solche Schnelligkeit ihm gar nicht eigen ist. Nach Lawdowsky's Berechnungen fordert der Leukocyt, der sich frei bewegt, bei Abwesenheit jeglicher Hindernisse (im Bluttropfen auf dem Objectglas), um eine Strecke von 1 mm zu durchmessen, zwei Stunden und etliche Minuten, aber der Durchgang desselben durch die Blutcapillarwandung, die eine kaum messbare Dicke besitzt, geschieht nach Lawdowsky's Beobachtungen in einem Zeitraume von 8 bis 40 Minuten und mehr. — Angesichts dessen ist es kaum möglich, dem Leukocyt eine grosse Kraft zuzuschreiben, zu behaupten, dass er fähig sei, farbige Blutkörperchen zu durchbohren, die mehr compacter sind, als er selbst (Lawdowsky).

Lawdowsky verweist übrigens im betreffenden Falle auf eigene directe Beobachtungen. Er sagt, er hätte beobachtet, „wie ein farbloses Blutkörperchen, sich zwischen dem Glase und der ihm dicht anliegenden Fläche eines grossen rothen Blutkör-

perchens (Beobachtung am Tritonblute) durchdrängend, die Fläche des rothen Blutkörperchens durchschneidend, in der Substanz des letzteren einen Kanal bildete und demgemäss hindurchtrat. Das farblose Blutkörperchen versuchte anfangs mit seinem breiten Theile zwischen dem rothen Körperchen und das Glas eindringend durchzutreten, begann darauf plötzlich sich zusammenzuziehen und, einen schmalen, obgleich ziemlich dicken Ausläufer bildend, stemmte es sich gegen die Substanz des rothen Blutkörperchens und fing an, allmählich in dieselbe einzudringen. Nach einigen Augenblicken war der Anfang dieses Ausläufers schon ausser dem Bereiche des rothen Körperchens, der Ausläufer breitete sich flügelartig aus und zog hinter sich den übrigen Theil des farblosen Körperchens her. Sobald das Ende des letzteren von dem Contour des rothen Blutkörperchens zu weichen anfing, erblickte ich sehr deutlich an diesem Körperchen einen Kanal, durch welchen der ganze vordere Theil des farblosen Körperchens durchtrat, und zuletzt das Ende desselben. Je nachdem dieses Ende sich entfernte, wurde der Kanal enger und begann sich endlich an seinem freien Ende zu schliessen. Der Kanal hatte sich völlig geschlossen, die Oberfläche des rothen Blutkörperchens war vollkommen glatt geworden, und als ich sodann dasselbe betrachtete, konnte ich kaum der eben beschriebenen Erscheinung Glauben schenken."

In einem Zeitraum von ungefähr zwei Jahren habe ich häufig und lange die amöboiden Bewegungen der Leukocyten an Präparaten vom Blute des Tritons und anderer Thiere beobachtet, aber das, was Lawdowsky beschreibt, nie gesehen. Der Leukocyt geht stets zwischen den farbigen Blutkörperchen durch oder zwischen ihnen und der Glasfläche, doch niemals durchbrechend, niemals dringt er in die Substanz derselben ein. Auf gleiche Weise gehen auch in den Geweben des Organismus die Leukocyten nur zwischen den Gewebselementen (z. B. in Epithelien) durch, sich den Zwischenräumen zwischen ihnen mehr oder weniger anpassend, aber niemals die Zellen selbst durchbohrend. Die von mir oben beschriebenen Bilder im Epithelüberzuge des Magens der Schildkröte sind in dieser Hinsicht sehr lehrreich. Neben diesen Bildern werden zwar auch andere angetroffen: im erwähnten Ueberzuge kann man hier und da Leukocyten mit dicken und verhältnissmässig kurzen Aus-

läufern sehen, wobei an den Stellen, wo sich die Hauptmasse ihres Leibes befindet, die intercellulären Kanälchen mehr oder weniger erweitert und die intercellulären Anastomosen geringer an Zahl oder gar nicht vorhanden sind. Aber solche Bilder weisen nach meiner Meinung noch nicht darauf hin, dass die Leukocyten bei ihrer Wanderung in den intercellulären Kanälchen sich ihren Weg bahnen, die Zellen auseinanderschiebend und die sie verbindenden Anastomosen zerreissend. Da die protoplasmatischen Theile der dem Leukocyt anliegenden Epithelzellen dabei immer mehr oder weniger im Umfange abgenommen haben und intensiver gefärbt sind, so ist es zulässig anzunehmen, dass der Leukocyt, auf mehr oder weniger lange Zeit in intime Berührung mit denselben gerathend, auf sie einen Reiz ausübe, das Protoplasma der Epithelzellen sich zu contrahiren zwinge, wobei die Anastomosen selbstverständlich zerreissen und sich einziehen und die intercellulären Kanälchen sich erweitern müssen.

Vielleicht wird irgend ein anderer Forscher die von Lawdowsky bemerkte Thatsache bestätigen, deren Glaubwürdigkeit er betheuert, ich aber auf Grund eigener Beobachtungen nicht bestätigen kann.

Die Beurtheilung sämmtlicher Bedingungen, welche für den Emigrationsprocess der Leukocyten erforderlich sind und der Bedeutung eines jeden bei der Entzündung, sowie die Auseinandersetzung der zu verschiedenen Zeiten von Forschern zur Erklärung dieses Processes vorgelegten Theorien gehört nicht zur Aufgabe meiner Arbeit. Ich mache keine Ansprüche auf eine definitive Erledigung der Frage und constatire nur die Thatsache, dass bei Entzündung und venöser Stauung die Oeffnungen zwischen den Zellen des Gefässepithels (in Capillaren und kleinen Venen) immer erscheinen, und die Ursache ihres Erscheinens ist in den betreffenden Fällen von der Structur dieses Epithels, von der Art und Weise des Zusammenhanges seiner Zellen abhängig. Diese Oeffnungen — Arnold's Stigmata und Stomata — müssen in directer Beziehung zur Emigration der Leukocyten und Diapedesis der farbigen Elemente des Blutes stehen. Der Umstand, dass die Emigration aufhört, wenn die Arterie, welche das Blut zum Entzündungsherde trägt, abgebunden wird, scheint mir von diesem Standpunkte verständlich, da das dem Unterbinden der Arterie folgende Abnehmen der

Ausdehnung der Wandungen der Capillaren und kleinen Venen zugleich das Verschwinden der intercellulären Oeffnungen im Epithel verursachen kann.

Hiermit schliesse ich die Schilderung meiner Untersuchungen. Ich werde vollkommen für die angewandte Zeit und Mühe belohnt sein, wenn die von mir erhaltenen Resultate einen Impuls zu einer ausführlicheren Erforschung der von mir nur berührten Fragen gäben.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

(Zeichenapparat nach Abbe; Oelapochromat von Zeiss 2 mm, Ocular-compens. 4.)

Fig. 1. Epithelüberzug des Dünndarmes des Iltis, versilbert in stark ausgedehntem Zustande: die Silberlinien sind von perlschnurförmig angeordneten Stigmata und Stomata unterbrochen.

Fig. 2. Epithelüberzug des Axolotlmagens mit Osmiumsäure (alkoholisch-wässerige Lösung) und Tannin nach einander behandelt. Das Bild bei oberflächlicher und etwas tieferer Einstellung des Mikroskops: man sieht die schwach bezeichneten Grenzen zwischen den Deckplatten und die die Ränder dieser letzteren von unten verbindenden oberflächlichen intercellulären Anastomosen. Um das Bild nicht zu verdunkeln, ist die den kleinsten Härchen entsprechende Punctirung an der Oberfläche der Zellen nicht abgebildet.

Fig. 3. Dasselbe Präparat. Das Bild bei tiefer Einstellung des Mikroskops: man sieht die intercellulären Zwischenräume (an manchen Stellen geschlängelt), von tiefer liegenden Anastomosen durchkreuzt.

Fig. 4. Epithelüberzug des Schildkrötenmagens bei tiefer Einstellung des Mikroskops. Unter Anderem ist ein Leukocyt mit seinen verästelten Ausläufern zu sehen. Osmiumsäure. Reductionsflüssigkeit (Entwickler).

Fig. 5. Verticalschnitt aus demselben Objecte: k = intercelluläre Kanälchen auf Querschnitten; l = querdurchschnittener Leukocytenfortsatz; der schwach tingirte oberflächliche Saum entspricht den Zellendeckplatten.

Fig. 6. Dünne Zellen aus dem Epithelüberzuge der Pleura costalis (von der Katze), unter einander durch eine Schicht anastomosirender Fortsätze verbunden, mittelst deren ihre protoplasmatischen Theile und die Ränder der Deckplatten verbunden sind. Die Punktirung an der Oberfläche der letzteren entspricht den von der Fläche gesehenen Härchen. (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit.)

Fig. 7. Eben solche dünne Epithelzellen des Bauchfells (der vorderen Bauchwand) des Barsches. (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit.)

Fig. 8. Eben solche Zellen des Epithelüberzuges des Zwölffingerdarmes der Taube. (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit.)

Fig. 9. Epithelüberzug des Mesenteriums des Frosches. (Combinirte Behandlung: Silbernitrat, Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit.)

Fig. 10. Epithelüberzug des Dünndarmes eines reifen Katzenembryos bei tiefer Einstellung des Mikroskops: unvollkommene Theilung der Zellen (Osmiumsäure [alkoholisch-wässerige Lösung], Reductionsflüssigkeit).

Fig. 11. Eine Gruppe kleiner protoplasmatischer Epithelzellen im Epithelüberzuge des Froschmagens: der gegenseitige Zusammenhang derselben und der Zusammenhang mit den benachbarten platten Zellen, der bei tiefer Einstellung des Mikroskops sichtbar wird (Osmiumsäure [alkoholisch-wässerige Lösung], Reductionsflüssigkeit). Oberhalb sind die Grenzen zwischen den Zellen in der Art gezeichnet, wie sie auf versilberten Präparaten erscheinen.

Fig. 12. Erfüllte intercelluläre Kanälchen des Epithelüberzugs des Froschmagens und imprägnirte (mit Silber) Grenzen zwischen den Deckplatten mit Stomata und Stigmata (Silbernitrat, Osmiumsäure, Tannin + Glycerin. Vor der Behandlung war der Magen stark aufgeblasen).

Fig. 13. Epithelüberzug der Pleuralfläche des Kaninchendiaphragmas. Die von der Fläche (Punktirung) und bei Profilansicht (an der Stelle der Falte) sichtbaren Härchen (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit). Auf derselben Figur (oben) ist separat eine sich theilende Zelle aus dem Darmepithelüberzug einer neugeborenen weissen Ratte bei oberflächlicher (links) und tiefer (rechts) Einstellung des Mikroskops zu sehen. Die freie Oberfläche der Zelle ist convex, die sie bedeckenden Härchen etwas länger (Osmiumsäure [alkoholisch-wässerige Lösung], Tannin).

Fig. 14. Verschiedene Entwicklungsphasen der Flimmercilien an der Oberfläche der platten Epithelzellen des Bauchfells der vorderen Bauchwand) beim geschlechtsreifen Froschweibchen. (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit.)

Fig. 15. Epithel einer kleinen Arterie und der Capillaren (k) der Pia mater eines zweimonatlichen jungen Hundes (Osmiumsäure [alkoholisch-wässerige Lösung], Reductionsflüssigkeit). [Das Epithel der Capillaren ist halbschematisch abgebildet.]

Fig. 16. Epithel einer kleinen Vene aus demselben Objecte.
Fig. 17. Isolirte Zellen des Arterienepithels (a) und des der Vene (b) der Pia mater des Kaninchens (Osmiumsäure [alkoholisch-wässerige Lösung], Reductionsflüssigkeit).
Fig. 18. Epithel des Ductus thoracicus eines grossen Hundes (Osmiumsäure, Reductionsflüssigkeit).

(Aus dem histologischen Institut der deutschen Universität zu Prag. Vorstand: Prof. Dr. Sigmund Mayer.)

Zur Lehre von der Wirkung des Silbernitrat auf die Elemente des Nervensystems.

Von

Alfred Fischel, stud. med.

Hierzu Tafel XXIII.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit einer Erscheinung, die seit ihrem Bekanntwerden bereits Gegenstand vielfacher Untersuchung gewesen ist; die von den Einen als eine für die Auffassung der feineren Structur der Nervenelemente belanglose Reagentienwirkung hingestellt, von den Anderen dagegen als Ausgangspunkt für die Aufstellung der kühnsten Theorien nicht nur über den feineren Bau der wesentlichen Bestandtheile des Nervensystems — des Achsencylinders und der Ganglienzelle — sondern auch über die Art und Weise der Veränderung derselben bei ihrer Thätigkeit benützt wurde.

Diese Erscheinung ist die eigenthümliche Querstreifung, welche an Nervenfasern und Ganglienzellen nach Behandlung mit Silbernitrat auftritt.

Im Jahre 1864 hat sie Frommann (1) zuerst beschrieben. An Nervenfasern des Rückenmarkes und der peripheren Nerven (des Rindes) erhielt er eine regelmässige Querstreifung, die er ausführlich und treffend schildert; insbesondere hebt er die ver-

schiedene Breite der Streifen, ihre verschieden dichte Stellung hervor und findet, dass dort, wo die Streifung aufhört, das Silber sich in Form einer diffusen, körnigen Anhäufung niederschlägt.

Vier Jahre später hat Grandry (2) diese Querstreifung auch an den Ganglienzellen des Vorderhornes im Halsmarke, im gangl. Gasseri und im Boden des vierten Ventrikels gefunden. Die Querstreifen, welche sich im Zellleibe, nicht aber im Kerne befinden, haben nach ihm denselben Charakter, wie die an den Nervenfasern.

Alle Autoren, die sich seitdem mit dem Bau der Nervenfaser beschäftigt haben, erwähnen dieser eigenthümlichen Reaction gegen Silbernitrat, indem sie dieselbe entweder einfach nur anführen [Hennig (3), Rumpf (4), Hesse (5), Koch (6), Rawitz (7), Engelmann (8), Jacobi (9), Ranvier (10), Gedoelst (11)] oder eine Erklärung derselben zu geben versuchen.

Eingehend aber hat sich in neuerer Zeit Jakimovitch (12) mit derselben beschäftigt. Seine sorgfältigen Untersuchungen erstrecken sich auf Vertreter der ganzen Wirbelthierreihe und der Insecten. Die früheren Befunde bestätigend fügt er noch hinzu, dass man drei Typen der Querstreifung unterscheiden könne:

I. Typus: Die hellen Linien sind breiter als die dunklen; letztere sind stark gekörnt — dieser Typus findet sich an Fasern oder Zellen, welche dem frisch getödteten Thiere entstammen.

II. Typus: Die Streifen sind gleich breit.

III. Typus: Die hellen Streifen sind schmäler als die dunklen — dieser Typus findet sich an Präparaten von Objekten, die erst einige Zeit nach dem Tode dem Thiere entnommen werden.

Wenn nun auch die eine in die andere Form der Streifung übergehen könne — niemals aber die erste in die dritte — so ist doch stets eine Form die vorherrschende.

Besonders aber hebt Jakimovitch hervor, dass die Form der Streifung wesentlich abhänge von dem Functionszustande der Nervenfasern und Nervenzellen, dass sie überhaupt nicht auftrete an Nerven, welche vor dem Tode nicht functionirten oder von Thieren stammten, die an Erschöpfung zu Grunde ge-

gangen seien; oder von operirten Menschen, bei welchen die Narkose von langer Dauer gewesen sei.

Eine ähnliche Querstreifung wollen Arndt (13) mit Gold, Palladium, Osmium, Carmin oder einfacher Härtung mit chromsaurem Ammoniak, Kuhnt (14) nach Behandlung mit essigsaurem Bleioxyd und Schwefelkalium, Beer (15) mit Dinitroresorcin erhalten haben; Prof. Sigmund Mayer (16) konnte sie mit Methylenblau und nachfolgender Fixirung mit seiner Pikrinsäure-Glycerinmischung darstellen.

Indem ich die verschiedenen Ansichten über die Bedeutung dieser Streifung später anführen will, gehe ich nun zur Schilderung meiner eigenen Untersuchungen über, welche an verschiedenen Theilen des Nervensystems von Tauben, Mäusen, Ratten, Kaninchen, Katzen, Hunden, vom Rinde und vom Menschen ausgeführt wurden und schicke einige Bemerkungen über die angewendeten Untersuchungsmethoden voraus.

Seitdem — wie Gierke (17) in seiner Darstellung der Geschichte und Theorie der Silberfärbung berichtet — v. Recklinghausen und His, gestützt auf frühere Versuche von Flintzer, das Silbernitrat in die histologische Technik eingeführt haben, hat sich dieses Reagens, wiewohl es anfänglich heftig bekämpft wurde, doch als ein werthvolles, allerdings mit grosser Vorsicht zu benützendes Hilfsmittel der Untersuchung bewährt.

Aber noch immer gilt von den Methoden seiner Anwendung, was schon v. Recklinghausen hervorhob: dass sich keine Methode feststellen lasse, welche mit genügender Sicherheit die Silberwirkung beherrsche. Dieser Ausspruch trifft ganz besonders auch für die Darstellung der Querstreifung an den Elementen des Nervensystems zu.

Die Methoden der drei früher erwähnten Autoren bestanden darin, dass sie kleinste, möglichst frische Stücke in schwache Silbernitratlösungen legten und dieselben hierauf entweder einfach in destillirtem Wasser oder, wie Jakimovitch dies that, in einer Mischung von Wasser, Amylalcohol und Ameisensäure dem Tageslichte aussetzten.

Wenn auch nach diesen Methoden die Reaction in den meisten Fällen gelingt, so sind sie doch nicht ganz zuverlässig, nicht deshalb, weil das Silber vielleicht nicht tief genug eindringt — wie Kölliker schon hervorhob — sondern weil die Reduction

des Silbersalzes nur an der dem Tageslichte unmittelbar ausgesetzten Oberfläche stattfindet.

Da ich nun nicht, wie die früheren Autoren an Nerven und kleinen Stücken grauer Substanz des Rückenmarkes arbeitete, sondern vorwiegend an Stücken des Gross- und Kleinhirns und der verschiedensten anderen Organe, so suchte ich nach einer möglichst sicheren Methode, insbesondere aber nach einer solchen, bei welcher die Silberreaction nicht erst durch die Einwirkung des Lichtes auf das mit Silbersalz behandelte Gewebe, sondern durch das angewandte Reagens selbst besorgt wird. Von den zahlreichen angegebenen Modificationen der Anwendungsweise des Silbernitrat erhielt ich annähernd günstige Resultate nur mit der Methode von Joseph (18): Einlegen der Stücke (Joseph arbeitete vorwiegend an Nerven von Lophius piscat. und von Fröschen) in ein Gemisch von 10% Salpetersäure und 1% Silbernitrat zu gleichen Theilen und Nachhärtung in Kaliumbichromat — statt dessen ich jedoch Alcohol verwendete.

Da jedoch auch bei dieser Methode die Reaction nicht tief genug vorschreitet, ferner die Streifung grobkörnig und oft nicht distinct genug wird, versuchte ich das Silbernitrat in Verbindung mit organischen Säuren (Citronen-, Essig-, Milch-, Ameisen- und Pikrinsäure) anzuwenden. Nach mannigfachen Versuchen erhielt ich die besten Resultate mit folgender Methode:

Die Stücke kommen in eine Mischung von

25 Theilen Ameisensäure
25 „ Aqua destill.
50 „ 1% Silbernitrat.

In dieser Flüssigkeit verbleiben sie im Dunkeln vier bis sechs Tage; sie wird während dieser Zeit schmutzigbraun bis schwarz; hierauf werden die Stücke in Wasser abgespült und dann entweder in Alcohol gehärtet, in Paraffin oder Celloidin geschnitten oder aber macerirt. Als Macerationsflüssigkeit verwandte ich mit Vorliebe die von Landois angegebene (Aq. destill. 100, neutr. chroms. Ammoniak, Kal. phosphor., Natr. sulphur. zu je 5 g), welche besonders für die Maceration beim centralen Nervensystem sehr gute Dienste leistet.

Behandelt man nach dieser Methode Stücke des Gross- und Kleinhirns, so lässt sich hier an den Ganglienzellen und deren Fortsätzen die Querstreifung nachweisen (Fig. 1—6), welche hier

etwas constanter im Typus ist als wie an den Nervenfasern. Die Querstreifen beginnen entweder unmittelbar an dem Abgange der Fortsätze von den gelblichgrau gefärbten Zellen oder sie greifen auch auf die letzteren selbst über. Auffallend ist dabei, dass die Zellfortsätze der Grosshirnrinde bei manchen Thieren (z. B. Ratte) relativ breiter sind als bei anderen grösseren (z. B. Rind). Die sogen. Achsencylinderfortsätze dieser Zellen zeigen ebenfalls die Querstreifung; sie beginnen meist mit einem sehr breiten Anfangsstück, verschmälern sich dann aber rasch (Fig. 5). Ueberhaupt bedingt es die grössere Zahl der Protoplasmafortsätze (Dendriten), dass man die Querstreifen vorwiegend an ihnen antrifft, wenn sie auch an den Nervenfortsätzen ebenfalls vorhanden sind.

Ein äusserst zierliches Bild erhält man von der Rinde des Kleinhirnes: Von den gelblich gefärbten Purkinje'schen Zellen entspringen die ebenfalls gelb gefärbten Fortsätze, die in ihrer gesammten Verzweigung von Stelle zu Stelle von schwarzen, aus feinsten Körnchen bestehenden Querstreifen durchsetzt sind. Wiederum beginnen die Querstreifen entweder unmittelbar am Abgange der Fortsätze von den Zellen oder durchqueren sie auch die letzteren oder endlich sind diese von einem diffusen, körnigen Niederschlage bedeckt, der in den ersten Querstreif des Zellfortsatzes übergeht. Die Streifen an den Fortsätzen sind ferner meist breiter und auch dichter gedrängt als an den Zellen selbst.

In der substant. granul. sind die Körner gelblich-weiss, zwischen ihnen liegen braun gefärbte, reich verzweigte Ganglienzellen, so dass ein zierliches Netzwerk entsteht.

Löst man die Paraffin-Schnitte in Xylol-Eosin, so erscheinen die Körner braun, das Netzwerk ist sehr schön ausgeprägt, röthlich; die substant. molecul. ist braunroth gefärbt (Fig. 7).

An den einfach mit Silbernitrat behandelten Stücken des Kleinhirnes, welche ebenfalls die Querstreifung, wenn auch nicht immer und an allen Stellen zeigen, sieht man stellenweise an den Nervenfasern der Markstrahlen Ranvier'sche Einschnürungen, wie sie im Rückenmarke zuerst von Tourneux und Le Goff (12) beschrieben wurden.

In Stücken aller übrigen Theile des Gehirnes, ganz besonders

aber in der med. obl., kann man ebenfalls an den Ganglienzellen und ihren Fortsätzen die Streifungen nachweisen.

Was bedeutet nun diese Querstreifung? Die Erklärungen hiefür sind ebenso zahlreich als die Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten.

Frommann, der erste Beobachter der Querstreifung, schildert sie einfach, ohne sie näher zu erklären. (Die bei Demoor (20) pag. 23 Frommann zugeschriebene Erklärung rührt nicht von diesem, sondern von H. Schultze (21) her.)

Schwann, welcher s. Z. die Arbeit Grandry's der belgischen Akademie überreichte, that dies mit den Worten, dass eine so regelmässige Bildung unmöglich ein Kunstproduct sein könne, dass vielmehr ihr entsprechend eine „disposition correspondante" an den Ganglienzellen und Nervenfasern vorhanden sein müsse. Gestützt darauf zieht Grandry den Schluss, dass diese Organe zusammengesetzt seien aus zwei in Scheibenform regelmässig angeordneten, von einander durch ihre physikalischen und chemischen Eigenschaften wesentlich unterschiedenen Substanzen.

Im Wesentlichen schlossen sich von den neueren Autoren dieser Ansicht an: Joseph, welcher annimmt, dass der Axencylinder aus zwei Substanzen bestehe, von welchen die eine homogen sei, die andere, in ihr suspendirte, die Eigenschaft besitze, das Silber zu reduciren; ferner H. Schultze, welcher den Axencylinder aus einer körnigen, vom Silber stahlblau gefärbten und aus einer fibrillären Substanz bestehen lässt. —

Obzwar schon Grandry die unverkennbare Aehnlichkeit der in Frage stehenden Silberbilder mit quergestreiften Muskelfasern hervorhob, hielt er doch eine Analogie zwischen Beiden für ausgeschlossen. D. H. Schmidt (22) jedoch benützte diese Aehnlichkeit, um, mit Zuhilfenahme der zuerst von M. Schultze (23) ausgesprochenen Ansicht, dass Axencylinder und Nervenzelle aus Fibrillen zusammengesetzt seien, diesen nervösen Elementen einen ähnlichen Bau wie er der quergestreiften Muskelfaser eigenthümlich ist, zuzuschreiben: Indem an den Nervenfibrillen Granula, welche er analog den sarcous elements „nervous elements" nennt, in bestimmter Entfernung von einander und in gleicher Höhe mit denen der Nachbarfibrillen vorhanden seien, entstehe ganz wie an den Muskelfasern das eigenthümliche Bild der Querstreifung.

Dass diese Ansicht unhaltbar sei, haben bereits Kupffer (24) und H. Schultze nachgewiesen, indem sie hervorhoben, dass die Körnchen stets zwischen und niemals an den Fibrillen liegen.

Key und Retzius (25) sind die Ersten, welche die Querbänderung des Axencylinders auf kein bestimmtes Structurverhältniss desselben zurückführen. Nach ihrer Auffassung erscheinen vielmehr diese Querbänder „als mehr oder weniger vollständige, unregelmässige Ringe, welche den eigentlichen Axencylinder eng umfassen".

Morochowetz (26) wiederum glaubt, dass „um den Axencylinder gelegte ringförmige Räume oder Kreiskanäle vorkommen, in denen mit Silber sich schwärzende Stoffe liegen".

Für Lavdowsky (27) sind „die nach Silberbehandlung auftretenden Querstreifen regelmässige Faltungen einer am Axencylinder existirenden Membran".

Eine „rein physikalische" Erklärung versuchte Boveri (28) zu geben. Für ihn besteht der Axencylinder aus Fibrillen, welche in einem mit lymphatischer Flüssigkeit erfüllten Raume suspendirt sind, in welchem sich das Silber niederschlägt. In diesen Raum nun könne das Silbernitrat nur von der Ranvier'schen Einschnürung oder von Rissstellen im Nervenmarke her eindringen, da es durch die unversehrte Markscheide nicht hindurchtreten könne. Die regelmässige Schichtung des Silberniederschlages erklärt er nun so, „dass die eingedrungene Lösung durch den erfolgenden Niederschlag ihren Silbergehalt verliert, so dass eine Zeit lang reines Wasser vordringt, bis der Verlust wieder ersetzt ist, worauf abermals ein Niederschlag entsteht, dann wieder Wasser vordringt u. s. w.". Gegen diese Ansicht ist anzuführen, dass, vorausgesetzt wenn überhaupt ein solches Vordringen des Silbernitrats stattfindet, der Niederschlag sich wohl nicht in so regelmässiger Weise und in so dichter Aufeinanderfolge absetzen würde und insbesondere die mit Wasser durchtränkten Schichten kaum so gleichmässig vertheilt wären. Auch ist nicht recht einzusehen, warum in den letzteren das Silber sich nicht abscheiden sollte, wenn es in der angegebenen Weise vordringt: Denn da das Silbersalz bei einem Vordringen jedenfalls auch diese wasserreichen Schichten passiren muss, so müsste es auch in ihnen sich abscheiden, so dass auf die Weise der ganze Achsencylinder gleichmässig, ohne eine be-

sondere Schichtung von Silberkörnchen durchsetzt würde. Ferner wäre darnach die Streifung der Zellen und ihrer Fortsätze unverständlich, da ja auf sie das Silber gleichmässig, von allen Seiten einwirkt und nicht von einem bestimmten Punkte aus eindringt[1]).

Schiefferdecker (29) vermuthet, dass die Querstreifung so entsteht, wie es Boveri sich vorstellt; aber er verlegt sie ausserhalb des Achsencylinders, in die von ihm angenommene „Gerinnselscheide".

Weder Grandry, Schmidt, H. Schultze, Joseph, Boveri, welche die Querstreifen in den Achsencylinder verlegen, noch Key und Retzius, Morochowetz, Lavdowsky, Schiefferdecker, welche sie ausserhalb desselben entstehen lassen — alle jedoch in verschiedener Weise — muthen ihnen eine Bedeutung für die verschiedenen Functionszustände von Nerv und Ganglienzelle zu.

Doch hat es auch nicht an Autoren gefehlt, welche, obwohl der Mangel an Uebereinstimmung in den Erklärungsversuchen zur Vorsicht in der Deutung und weiteren Verwerthung dieser Erscheinung hätte mahnen sollen, aus ihr Schlüsse über Bau und Art der Thätigkeit von Nervenfaser und -zelle gezogen haben.

R. Arndt benützte als der Erste die Silberzeichnung, um „Bau und Thätigkeit" des Achsencylinders und der Ganglienzelle zu erklären. Beide Gebilde bestehen nach ihm aus einer Grundsubstanz, in welcher kleine Kügelchen, die mit Silber sich schwarz färben, enthalten sind und die er „Elementarkörperchen des Protoplasmas" oder „corpuscula primigenia protoplasmatis" nennt. Trifft nun ein Reiz den Achsencylinder, so schwellen die letzteren an, indem sie Flüssigkeit aus der Grundsubstanz aufnehmen; hiedurch wird diese dichter und zieht sich zusammen, besonders in dem Theile, welcher zwischen den reihenförmig geordneten Elementarkörperchen liegt. Indem nun die Elementarkörper

1) Boveri stützt seine Ansicht auf Versuche von Böhm, welcher auf Eiweiss, das sich in feinen Canülen befand, Silbernitrat einwirken liess. Abgesehen davon, dass die Verhältnisse bei diesem Versuche sich absolut nicht vergleichen lassen mit denen im Nerven, gelang es weder mir noch Demoor bei der Wiederholung dieser Experimente eine regelmässige Querstreifung zu erzielen. Vielmehr erhält man jene ganz unregelmässige Zeichnung, wie sie Demoor abbildete.

näher aneinanderrücken und in gleicher Höhe gelagert erscheinen, bilden sie die Querstreifen. Arndt stellt sich weiter vor, dass — was übrigens durch nichts bewiesen ist — von der Stelle des Reizes die Erregung der Elementarkörper, fortschreitend immer neue Querstreifen erzeugt und so als eine „Contractionswelle den Achsencylinder mit der bekannten Geschwindigkeit von 30—33 m in der Secunde durcheilt". Ganz dieselbe Einrichtung, welche auf ein „Bahn frei!" (Arndt) herauskommen soll, finde sich in den Ganglienzellen.

In weiterer Verfolgung seiner Ansicht versteigt sich Arndt zu der Behauptung, dass die verschiedenen Temperamente der Menschen auf das verschiedene Mengenverhältniss zwischen Grundsubstanz und Elementarkörperchen zurückzuführen seien!

Jakimovitch denkt sich auf Grund der Silberbilder als wesentlichen Bestandtheil von Zelle und Faser die Fibrille, „qui de son côté est composé comme les fibrilles musculaires striés d'un rang de particules speciales-particules nerveuses". Indem nun Jakimovitch behauptet, dass nur der thätige Nerv und nur die thätige Ganglienzelle die Querstreifung aufweisen, gelangt er zu der Ansicht, dass ihre particules nerveuses im Zustande der Ruhe keine regelmässige Anordnung besitzen und dann diesen Gebilden ein einfach granulirtes Aussehen verleihen; im Zustande der Thätigkeit aber sollen sich die particules nerveuses bewegen und indem sie an allen Fibrillen sich in dieselbe Höhe und in dieselbe Entfernung von einander stellen, entstehe die eigenthümliche Querstreifung.

Noch weiter ging Morin (30), obzwar er überhaupt keine eigenen Untersuchungen über diesen Gegenstand angestellt hat, sondern sich nur auf Jakimovitch stützt. Auf Grund dieser spricht er Nerven und Muskeln denselben Bau zu: „Les fibrilles musculaires ne sont en réalité que les fibrilles nerveuses enroulées sur elles-mêmes ... formant ainsi de véritables multiplicateurs organiques et physiologiques ... Le muscle est donc constitué par les individualités nerveuses enroulées sur elles-mêmes". Die Querstreifung aber benützt er zur Stütze des allgemeinen Satzes, den er aufstellt, dass nämlich die Function der Organe nichts anderes sei als die ihrem Protoplasma mitgetheilte äussere Bewegung, als welche jeder „Reiz" auftrete. Im Zustande der Ruhe sollen sich nämlich die „éléments moléculaires" — wie er

die particules nerveuses von Jakimovitch auch nennt — im Gleichgewichte und daher gleichmässig vertheilt im Achsencylinder und der Nervenzelle befinden; trifft sie aber ein Reiz, d. h. also ein Bewegungsimpuls, so wird dieses Gleichgewicht gestört und sie stellen sich, wie Morin durch geometrische Construction nachzuweisen versucht, regelmässig in Reihen. Erregung und Querstreifenbildung gehen also mit einander einher und sind durch einander bedingt.

Endlich erwähne ich noch, dass Altmann (30) die Silberkörnchen als Granula in dem bekannten Sinne seiner Theorie auffasst, denen er das Geschäft der Nervenleitung überträgt; dass er dem Achsencylinder denselben Bau wie der Muskelfaser zuschreibt, jedoch dabei die Granula interfibrillär liegen lässt.

Auf Grund meiner eigenen Erfahrungen soll in den nachfolgenden Mittheilungen versucht werden, die angeführten, fast vollständig sich widerstreitenden Angaben kritisch zu beleuchten.

Zunächst muss ich gegen Jakimovitch einwenden, dass seine Behauptung unzutreffend ist, derzufolge die Querstreifen nur an Nerven darstellbar sind, welche unmittelbar vor dem Tode noch thätig waren; d. h. in seinem Sinne functionirten.

Zunächst wollen wir ganz davon absehen, dass ein Nerv, wenn er nicht überhaupt ganz abgestorben ist, auch dann noch thätig sein kann, wenn er auch z. B. nicht gerade einen Muskel zur Contraction, oder eine Drüse zur Secretion bringt, da ja doch immer Stoffwechsel- und andere, zum Theil uns noch ganz ganz unbekannte Processe in ihm in genügender Menge von statten gehen können.

Thatsächlich gelingt es, die Querstreifen auch an Nervenfasern und Nervenzellen darzustellen, die lange Zeit (24 Stunden und mehr) nach dem Tode dem Thiere (Warmblütern) entnommen wurden und sich daher gewiss nicht mehr in demselben Zustande wie zur Zeit ihrer physiologischen Function befanden.

Ebenso ist die Behauptung Jakimovitch's nicht zutreffend, dass die Todesart oder die verlängerte Chloroformnarcose einen Einfluss auf die Reaction ausüben. Entsprechende Versuche (an Ratten) zeigten, dass man die Querstreifung ebensogut an Präparaten von Thieren erhält, die durch Chloroform als an

solchen, die durch Decapitation getödtet wurden. Und wenn Jakimovitch die Darstellung der Querstreifen am N. opticus von jungen, noch blinden Thieren und von Fröschen, denen er die Augenlider vernähte, nicht gelang, so muss ich berichten, dass ich sie am N. opticus von Fröschen erhielt, denen ich zwanzig Tage vorher den Bulbus exstirpirt hatte, also unter Bedingungen, unter denen der Nerv gewiss nicht mehr im Sinne Jakimovitch's functioniren konnte.

Man ist also nicht berechtigt, dem functionirenden Nerven allein die Fähigkeit zuzusprechen nach Silberbehandlung quergestreift zu werden. Und damit fallen alle Theorien (Arndt, Jakimovitch, Morin), welche aus dieser Reaction Schlüsse über die Veränderungen der nervösen Elemente bei ihrer Thätigkeit ziehen.

Ebensowenig lässt sich aber behaupten, dass einer der drei Typen, die Jakimovitch unterscheidet, characteristisch ist für Präparate, die längere Zeit nach dem Tode dem Thiere entnommen wurden, wie Jakimovitch dies z. B. von seinem Typus III aufstellt. Vielmehr finden sich alle von Jakimovitch angenommenen Typen der Querstreifung an Stücken vor, die in den verschiedensten Zeiten nach dem Tode dem Thiere entnommen wurden, entweder an einem und demselben Achsencylinder oder an unmittelbar neben einander liegenden (Fig. 8), allmählig oder schroff in einander übergehend. Manchmal weisen die Nervenfasern nicht Querstreifen auf, sondern Streifen, welche schief zu ihrer Verlaufsrichtung gestellt sind.

Dagegen hat die Art des zugesetzten Reagens Einfluss auf die Formen der Querstreifung: An den einfach mit Silbernitrat behandelten Präparaten sind die Streifen meist braun, scharf begrenzt und schmal, erst bei stärkerer Vergrösserung ist ihre Zusammensetzung aus Körnchen ersichtlich; an den mit der Ameisensäure-Silbernitratmischung behandelten Schnitten dagegen sind die Streifen schwarz, deutlich gekörnt; die Präparate nach Joseph's Methode zeigen auf weissem Grunde breite, grob gekörnte, tief schwarze Streifen (vgl. die Fig. 1—6).

Die Beobachtung mit starker Vergrösserung ergiebt stets, dass die Streifen aus schwarzen Körnchen von verschiedener Grösse bestehen, welche manchmal regelmässig in Reihen gestellt

sind, so dass ein der quergestreiften Muskelfaser ähnliches Bild entsteht; gewöhnlich jedoch liegen sie regellos neben einander. Mit Hilfe der Immersion erkennt man ferner, dass die Körnchen nicht nur in den Querscheiben, sondern auch in den hellen Zwischenräumen zwischen diesen sich vorfinden, dass sie ferner niemals den Achsencylinder oder die Zellen als Ringe umgreifen. Nur von dem Kerne der Ganglienzellen lässt sich, soweit es bei der Schwierigkeit einer solchen Untersuchung überhaupt möglich ist, behaupten, dass er von den Scheiben umgriffen wird. Sonst aber kann man stets bei langsamem Wechsel der Einstellung die Scheiben durch die ganze Dicke des Achsencylinders verfolgen, der oft scharf durch eine Achsencylinderscheide, wie sie schon Remak angenommen, begrenzt ist; ferner kann man an quergetroffenen Achsencylindern bemerken, dass der körnige Niederschlag den ganzen Achsencylinder ausfüllt und nicht ihn umgibt. Man kann also nicht von Kreiskanälen (Morochowetz) oder von Ringen (Key und Retzius) sprechen, welch letztere dann ausserhalb des Achsencylinders in einem „periaxialen Raume“ (Klebs) (32) oder „periaxialem Spaltraume“ (Schiefferdecker), beziehungsweise pericellulärem Raume liegen müssten. Vielmehr durchsetzen die Streifen den Achsencylinder und den Leib der Ganglienzelle in ihrer Gänze.

Das eigenthümliche Bild der Querstreifung kommt also dadurch zustande, dass schwarze Körnchen in einem Medium so angeordnet sind, dass sie stellenweise sehr dicht, in den Zwischenräumen dagegen äusserst spärlich beisammen liegen. Ein solches Medium muss, wenigstens zur Zeit als die Durchtränkung mit dem Silbersalze stattfand, ein mehr flüssiges sein. Dies findet sich ja auch in der That im Achsencylinder und in der Ganglienzelle vor. Beide und insbesondere der Achsencylinder sind reich mit Flüssigkeit durchtränkte Gebilde. Alle Autoren, mögen sie nun diese Organe aus Fibrillen bestehen lassen, welche in einem Nervenserum flottiren (M. Schultze, H. Schultze, Kupffer u. a. m.) oder durch ein „Achsengerüst“ zusammengehalten werden (Joseph), geben dies zu; ja Boll[1]) (33) und Fleischl (34)

1) Boll erwähnte, dass er auch an elastischen Fasern Querstreifung erzielt habe. Er versprach, diese sowie die der Nervenfasern näher zu behandeln, scheint aber nicht dazu gekommen zu sein.

erklärten den Achsencylinder geradezu für eine mit Flüssigkeit erfüllte Säule. Dafür dass der Achsenraum sehr reich ist an Flüssigkeit, mag dieselbe nun ihren Hauptsitz in den Fibrillen selbst oder in den interfibrillären Räumen haben, sprechen, wie schon von Vielen hervorgehoben wurde, die Zersetzungsbilder bei der Untersuchung in Wasser, Kochsalz u. a., das wechselnde Verhältniss im Volumen des Achsencylinders je nach seiner Fixirung und Härtung in verschiedenen Flüssigkeiten (Fleischl) und ferner auch die Molecularbewegung in demselben. Boll sah dieselbe in den Fasern des N. electricus von Torpedo, Prof. Sigmund Mayer (nach mündlicher Mittheilung) hie und da auch im Achsenraume von Froschnervenfasern, was Boll nicht gelungen ist.

Für die Durchtränkung mit dem Silbersalze sind also äusserst günstige Bedingungen gegeben und es steht hiermit im Einklange, dass die Querstreifen, wie bereits erörtert, durch die ganze Dicke des Achsencylinders hindurchgreifen.

Wenn die Streifen an den Ganglienzellen nicht auch den Kern durchsetzen, so dürfte sich dies daraus erklären, dass dieser central gelegene Körper, als das Silbersalz zu ihm vordrang, schon geschrumpft und in seiner Masse so verdichtet war, dass keine Durchtränkung desselben mehr stattfinden konnte.

Hin und wieder sieht man (Fig. 8) im Bereiche der Ranvier'schen Einschnürungen jene eigenthümlichen, scheinbar „durch zwei mit ihren Basen vereinigte Kegel gebildeten" Figuren, die Ranvier „renfléments biconiques" genannt hat. Sie stellen jedoch nicht, wie Ranvier glaubt, Verdickungen des Achsencylinders dar, durch welche der in den interannulären Segmenten um den Achsencylinder befindliche Raum verschlossen wird. Dagegen spricht der Umstand, dass man an günstigen Stellen, wie dies schon Ranvier selbst hervorhebt, „den Achsencylinder in deren Achse hindurchgehen" sieht; ferner hebt sich an der Grenzstelle die Silberkörnung im Achsencylinder deutlich ab von der im renflément biconique. Denn auch dieses besteht aus Körnchen; sie liegen wiederum in einer lymphatischen Flüssigkeit und zwar in derjenigen, welche sich im Bereiche der Schnürstellen zwischen den abgestutzten Enden der einander zugekehrten Marksegmente befindet. Daher auch die eigenthümliche Form:

Jedes der von den Körnchen durchsetzten Gebilde verschmälert sich gegen die Markscheide, verbreitert sich dagegen gegen die Schnürstelle und es entsteht so das Bild zweier mit ihren Basen einander zugekehrten Kegel; die feine Linie, welche beide Kegel von einander zu trennen scheint und auf welcher ihre Basen aufruhen, entspricht der im Schnürringe selbst vorhandenen Ablagerung von Silberkörnchen, also dem Querschenkel der Ranvier'schen Kreuze.

Wenn Jacobi (pag. 15) zur Stütze der Ansicht, dass die biconische Anschwellung dem Achsencylinder angehöre, anführt, dass das renflément biconique an dem durch Eisessig herausgetriebenen Achsencylinder von Silbernerven festhafte, so erklärt sich dies daraus, dass bei der Erstarrung die lymphatische Flüssigkeit des Achsencylinders mit der ausserhalb desselben im Bereiche der Schnürringe so fest verquoll, dass die biconische Anschwellung und der Achsencylinder fest mit einander verknüpft wurden.

Vollen Beweis nun dafür, dass wirklich die Querstreifung in der lymphatischen Flüssigkeit von Zelle und Axencylinder zustande kommt, bietet der Umstand, dass man sie überall dort erzeugen kann, wo in den Geweben sich reichlich lymphatische Flüssigkeit befindet und günstige Verhältnisse für das Eindringen des Silbersalzes bestehen.

So beobachtet man sie in den um die Gefässe des centralen Nervensystems befindlichen Lymphräumen. Den zahlreichen Autoren, die sich mit der Histologie der Gefässe der Nervencentra und speziell mit der Silberreaction beschäftigten, scheint diese Thatsache entgangen zu sein. Nur Kölliker (35) erwähnt in seinem Lehrbuche bei Gelegenheit der Besprechung der Querstreifung an Nervenfasern, dass „auch kleinste Arterien der centralen Theile in ihrer Muskelhaut durch Silbernitrat oft zierlich und dicht querstreifig werden“ [1]).

Es lässt sich leicht zeigen, dass erstens auch grössere Ge-

1) Die durch die ringförmige Anordnung der Muskelfasern in der Tunica media der Arterien bedingte, nach Behandlung mit Silbernitrat oft sehr schön hervortretende Erscheinung der Querstreifung bleibt hier ausser Besprechung.

fässe und Capillaren diese Querstreifung zeigen und ferner, dass diese ihren Sitz nicht in, sondern ausserhalb der Muskelhaut hat. An Schnittpräparaten von einfach mit Silbernitrat (Fig. 1) oder besser mit der Ameisensäure-Silbernitratmischung behandelten Stücken des centralen Nervensystems begegnet man zahlreichen quergestreiften Gefässen. Eine bessere Uebersicht erhält man jedoch, wenn man die Isolation der Gefässe in folgender Weise vornimmt: Die mit der Mischung behandelten und macerirten Stücke werden mit Wasser in einem Probirröhrchen einige Zeit lang heftig geschüttelt, bis sie sich in feinste Flocken auflösen; aus diesen kann man dann in einem Uhrschälchen leicht die jetzt grösstentheils isolirten, als grauliche Fetzen erscheinenden Gefässverzweigungen herausfinden und in Glycerin oder Canadabalsam besichtigen.

Hat man auf diese Weise einen ganzen Gefässbaum gewonnen und auf dem Objectträger ausgebreitet, so kann man an günstigen Präparaten die Querstreifen von einem Gefässstamme bis auf die feinsten Capillaren hin verfolgen. Die Kerne der Endothelzellen erscheinen hellgelb, etwas dunkler die der Muskelzellen und über den letzteren, das Gefäss also einhüllend, befinden sich die Querstreifen. Sie zeigen genau das gleiche Verhalten wie an Nervenfasern: Alle Typen der Streifung sind vorhanden (Fig. 9) und zwar oft an einem und demselben Gefässe; schmale, scharf begrenzte, rothbraune Streifen neben breiten, dunkelbraunen und schwarzen, grobkörnigen, durch verschieden weite Zwischenräume von einander getrennt; stets bestehen sie aus Körnchen, die sich auch in den hellen Zwischenräumen vorfinden. Wenn ferner an den Nervenfasern die Streifen oft schief zur Längsachse standen, so findet man hier Stellen, wo sie geradezu in die Längsrichtung übergehen. Besonders oft findet sich dies dort, wo die Gefässe sich krümmen oder theilen (Fig. 10); unter allmähliger Neigung gegen den Krümmungs- oder Theilungswinkel verlaufen die Streifen immer schiefer, bis sie endlich annähernd parallel mit dem Gefässe weiterziehen.

An den Gefässen kann man besonders deutlich erkennen, dass es eine lymphatische, durch das zugesetzte Reagens geronnene Flüssigkeit ist, in welcher die Streifen liegen. Sie erscheint als gelbe Masse, in welcher die die Streifen zusammen-

setzenden Körnchen eingetragen sind. Sehr klar ist dies an Stellen, an denen die Streifung plötzlich aufhört (Fig. 11): Die gelbe Masse repräsentirt sich dann als die den Virchow-Robin'schen Raum ausfüllende, das Gefäss einscheidende, nunmehr geronnene Lymphe; auf ihr ist oft noch die Adventitia, deren Zellkerne braun gefärbt sind, sichtbar. Doch kann die Querstreifung auch im His'schen Raume auftreten, in welchem Falle die Streifen über der Adventitia sitzen und zwar wiederum in einer gelblichen Masse, welche aber weniger mächtig ist. Einmal sah ich an einem Gefässe im Virchow-Robin'schen Raume breite, schwarze, körnige Streifen, bei höherer Einstellung feine, dichter angeordnete, mehr längs verlaufende im His'schen Raume auf der Adventitia. Die Streifen durchsetzen wiederum die ganze Dicke der von Lymphe erfüllten Räume, wie an Quer- und Längsschnitten besonders deutlich ist.

Hat man mit den Gefässen auch ein Stück pia mater mitgenommen, so beobachtet man häufig, dass deren Innenfläche von langen, parallel verlaufenden Silberstreifen durchzogen wird; an demselben Stücke liegen, oft an unmittelbar neben einander befindlichen Stellen, Streifen von ganz verschiedenen, oft sich kreuzenden Richtungen (Fig. 12). Durchbricht ein Gefäss die pia mater, so beobachtet man häufig, dass gegen die Durchbruchsstelle zu die Streifen mit denen der Gegenseite convergirend zuerst lange Ellipsen, dann Kreise bilden, welche auf das Gefäss selbst übergehen.

Auch diese Streifung der pia mater ist auf ähnliche Weise wie die früher geschilderte zustande gekommen: sie sitzt in der früher den epicerebralen Raum ausfüllenden, jetzt geronnenen und mit der Innenfläche der pia verklebten Lymphe.

An Schnitten von der Grosshirnrinde und vom gangl. spinale fand ich ferner Stellen, wo die Streifen nicht, wie an anderen, nur an den Zellen und ihren Fortsätzen, sondern auch über dem ganzen Gesichtsfeld vorhanden waren, wobei jedoch auch die hellen Zwischenräume ziemlich reich mit Körnchen infiltrirt waren. Diese Streifung ist wohl wiederum darauf zurückzuführen, dass eine reichliche Durchtränkung des betreffenden Stückes mit Lymphe vorhanden war.

Unter der letzteren Bedingung findet man in der That die

Querstreifung auch sonst noch in den verschiedensten Gewebselementen und Organen. So fand ich sie: Im Gallertgewebe der Nabelschnur (Fig. 13), im Bindegewebe der Haut, der grösseren Gefässe der Lungen, der Bronchien, der Gallengänge, in Form langer, oft wellig gewundener, meist parallel verlaufender Streifen; um die Sammelröhrchen und Blutgefässe der Niere; über Leberzellen; in Gallengängen; zwischen den Lymphkörperchen der Rinde, besonders des sinus der Lymphknoten; an Schnitt- und Zupfpräparaten vom Hoden der Ratte um die Samen- und Sertoli'schen Zellen — an letzteren reichte sie meist nur bis zu der Höhe, in welcher die Köpfe der schön braun gefärbten Spermatozoen steckten; ferner um Fettzellen; in den Intercellularlücken des Epithels eines Bronchus (bei Immersion); endlich im Knorpel von Salamanderlarven.

Steht also auch das allgemeine Vorkommen der Querstreifung in mit lymphatischer Flüssigkeit durchsetzten Gebilden fest, so fragt es sich, wie eine so regelmässige, geschichtete Bildung zustande kommt, da doch in der lymphatischen Flüssigkeit, in der die Streifung entsteht, das Silber jedenfalls zunächst in Form eines feinkörnigen, überall gleichmässigen und nicht geschichteten Niederschlages ausgeschieden wird.

Physikalische Thatsachen geben uns hierüber einigen Aufschluss.

Bei dem Uebergange von colloiden Substanzen in den festen Zustand kommt es nämlich zu Contractionen und in Folge dieser zu inneren Spannungen wechselnder Grösse, welche bei der Entstehung von Krystallen sogar zu Verschiedenheiten in dem optischen Verhalten der einzelnen Stellen führen. Die gleichen Vorgänge finden nun auch bei der Bildung der Silberstreifen statt: Indem nämlich im weiteren Verlaufe der Reaction die mit Silberkörnchen durchtränkte, lymphatische Flüssigkeit erstarrt, entstehen in der so gebildeten colloiden Masse durch die eintretende innere Spannung in ziemlich regelmässiger Weise Stellen von grösserer und solche von geringerer Dichte. An den ersteren findet eine An-

näherung der Körnchen statt und es entstehen so die Querstreifen; an den letzteren müssen, wie dies ja auch in der That in den Zwischenräumen der Streifen der Fall ist, die Körnchen viel spärlicher vorhanden sein.

Da aber diese Spannung nicht überall die gleiche, also keine ganz regelmässige ist, so entstehen die verschiedenen Typen an oft ganz nahe einander befindlichen Stellen; da ferner die Richtung, in der die Spannung wirkt, nicht überall die gleiche ist und sie vielleicht auch von der Verlaufsrichtung des Gebildes abhängig ist, dem die erstarrende Flüssigkeit aufruht, entstehen die Längs- und Schiefstreifen an den Krümmungs- und Theilungsstellen der Gefässe. Es ist ferner nicht nothwendig, dass die erstarrende Masse eine dünnflüssige sei; auch an solchen colloiden Gebilden, welche einen gewissen Grad von Festigkeit besitzen, finden diese Contractionen statt, wenn sie erstarren. So findet sich die Streifung auch am hyalinen Knorpel und schon Flesch (36), der sie hier bereits gesehen, vermuthet, dass sie auf „Unterschieden in der Dichtigkeit der Grundsubstanz" des Knorpels beruhe.

Man kann ferner oft an Stücken vom Gross- und Kleinhirne, die in Silbernitrat gelegen waren, auf den Schnittflächen eine ganz regelmässige Streifung schon makroskopisch, noch deutlicher mit der Loupe wahrnehmen. Die Streifung an den Zellen und Fortsätzen fehlt aber; dafür ist die ganze Region des Streifens diffus von den Silberkörnchen durchsetzt: Hier war es bei der Contraction der erstarrenden Masse zur Entstehung von so weit auseinandergelegenen Stellen verschiedener Dichtigkeit gekommen, dass die stärkere Abscheidung der Silberkörnchen an den Stellen grösserer Dichte schon makroskopisch in Form der Streifen sichtbar wird.

Aus den angeführten Thatsachen geht also hervor, dass die nach Behandlung mit Silbernitrat auftretenden Querstreifen durchaus nichts für den Achsencylinder und die Ganglienzelle Specifisches darstellen, noch weniger aber zu irgend welchen Schlüssen über den Bau oder gar die Art und Weise der Thätigkeit dieser Organe berechtigen. Die Querstreifung entspricht überhaupt keiner

Structureigenthümlichkeit der Gewebe, in welchen sie vorkommt, sondern erscheint überall dort, wo colloide Gebilde unter der Einwirkung von Silbernitrat, besonders unter gleichzeitiger Säurewirkung erstarren, indem es hiebei zur Entstehung von Zonen verschiedener Dichte kommt, in denen die Silberkörnchen in verschiedener Menge abgelagert werden.

Alle Details dieses Vorganges näher und eindringlich zu erklären, ist allerdings nicht sowohl Gegenstand der histologischen Forschung, als vielmehr eine Aufgabe der Mikrochemie und Molecularphysik, mit deren Methoden derselbe eingehender untersucht werden muss.

Literatur.

1. C. Frommann, Zur Silberfärbung der Achsencylinder. Virchow's Archiv. 31. 1864.
2. Grandry, Recherches sur la structure intime du cylindre de l'axe et de cellules nerveuses. Bullet. de l'Acad. royale de Belgique, 2me serie, t. XXV, no. 3, 1868.
   — De la structure intime du cylindre de l'axe etc. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1869.
3. A. Hennig, Die Einschnürungen und Unterbrechungen der Markscheide an den markhaltigen Nervenfasern. Inaugural-Dissertat., Königsberg, 1877.
4. Th. Rumpf, Zur Histologie der Nervenfasern und des Achsencylinders. Verhandlg. d. naturhistor.-med. Ver. zu Heidelberg. II. 3.
5. Fr. Hesse, Zur Kenntniss der peripherischen markhaltigen Nervenfaser. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abthlg. 1879.
6. C. Koch, Ueber Marksegmente der doppelt conturirten Nervenfaser und deren Kittsubstanz. Inaug.-Dissert., Erlangen, 1879.
7. B. Rawitz, Die Ranvier'schen Einschnürungen und Lantermann'schen Einkerbungen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1879.
8. Th. W. Engelmann, Ueber die Discontinuität des Achsencylinders und den fibrillären Bau der Nervenfasern. Onderz. Phys. Lab. Utrecht 1880 und Arch. f. Phys. 1880.

9. E. Jacobi, Zum feineren Bau der peripherischen markhaltigen Nervenfaser. Verhandlg. d. physik.-medic. Ges. zu Würzburg. 1886.
10. S. Gedoelst, Étude sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse. La cellule. t. III. 1r fasc. 1886.
— Nouvelles recherches sur la constitution cellulaire de la fibre nerveuse. La cellule. t. V. 1r fasc. 1889.
11. L. Ranvier, Technisches Lehrbuch der Histologie. Uebers. von Nicati u. Wyss. Leipzig, 1888.
12. J. Jakimovitch, Sur la structure du cylindre-axe et des cellules nerveuses. Journ. de l'anat. et de la phys. 1888.
13. R. Arndt, Etwas über die Achsencylinder der Nervenfasern. Arch. f. pathol. Anat. u. Phys. 78. 1879.
14. J. H. Kuhnt, Die periphere markhaltige Nervenfaser. Arch. f. mikr. Anat. 13. 1877.
15. Th. Beer, Ueber die Verwendbarkeit der Eisenchlorid-Dinitroresorcinfärbung für das Studium der Degeneration peripherer Nerven. Jahrbücher f. Psychiatrie. XI, H. 1.
16. S. Mayer, Beiträge zur histol. Technik. I. Mittheilg. Die Methode der Methylenblaufärbung. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. VI. 4. 1889.
17. H. Gierke, Färberei zu mikroskopischen Zwecken. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. I. 3 u. 4.
18. M. Joseph, Einige Bestandtheile der peripheren markhaltigen Nervenfaser. Sitzungsb. d. physik.-mathem. Classe der kön. preuss. Akad. d. Wiss. 1890.
19. F. Tourneux und R. Le Goff, Note sur les étranglements des tubes nerveux de la moelle épinière. Journ. de l'anat. et de la phys. 1875. pag. 403.
20. J. Demoor, Contribution a l'étude de la fibre nerveuse cérébrospinale. Bruxelles, 1891.
21. H. Schultze, Achsencylinder und Ganglienzelle. Arch. f. Anat. u. Entw. 1878,
22. D. H. Schmidt, On the construction of the dark or double bordered fibre. Month. micr. Journ. v. 11. 1874.
23. M. Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut. Halle, 1862.
— Observationes de structura cellularum fibrarumque nervorum. Bonn, 1868.
24. C. Kupffer, Ueber den Achsencylinder markhaltiger Nervenfasern. Sitzgsb. d. math.-phys. Cl. d. kön. bayer. Ak. d. Wiss. 1883. H. 3.
25. Axel Key und Gustav Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensyst. u. des Bindegewebes. II. H. 1. Abth. Stockholm, 1876.
26. L. v. Morochowetz, Notiz üb. die Wirkung des Silbernitrats auf die Nervenfaser. Unters. d. phys. Inst. d. Univ. Heidelberg. II. 2.
27. M. Lavdowsky, Untersuchungen üb. den acustischen Endapparat der Säugethiere. Arch. f. mikr. Anat. 13. 1876.

— Zum Nachweis der Achsencylinderstructurbestandtheile von markhaltigen Nervenfasern. Centralbl. f. medic. Wiss. 1879.
28. Th. Boveri, Beiträge zur Kenntniss der Nervenfaser. Abhandlg. d. kön. bayer. Ak. d. Wiss. II. Cl., XV, 2. Abth., 1885.
29. P. Schiefferdecker, Beiträge zur Kenntniss des Baues der Nervenfaser. Arch. f. mikr. Anat. 30. 1887.
— Nachtrag zu meiner Arbeit über den Bau der Nervenfasern. Arch. f. mikr. Anat. 31. 1888.
30. Ch. Morin, Mécanisme du système nerveux. Structure anatomique et nature des individualités du système nerveux. Thése pour le doctorat en médecine. Bordeaux, 1890.
31. R. Altmann, Die Granulalehre und ihre Kritik. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1893.
32. Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Arch. f. pathol. Anat. u. Phys. XXXI.
33. Fr. Boll, Ueber Zersetzungsbilder der markhaltigen Nervenfaser. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877.
34. E. Fleischl, Ueber die Beschaffenheit des Achsencylinders. Gratulationsschrift f. C. Ludwig. Leipzig, 1875.
35. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre d. Menschen. 6. Aufl. 1. Bd. 1889.
36. M. Flesch, Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg, Stuber, 1880.
— Bemerkungen zur Kritik der Tinctionspräparate. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie. II. 4. 1885.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Fig. 1. Kleinhirnrinde der Katze nach Behandlung mit 1% Silbernitrat. Vergr. 500. Links unten sieht man zwei quergestreifte Gefässe. Die Querstreifung ist nicht besonders schön. Doch wurde diese Stelle deshalb gewählt, weil man gleichzeitig die Querstreifung von Gefässen u. nervösen Elementen sehen kann.
Fig. 2. Kleinhirnrinde des Rindes. Behandlung: Ameisen-Silbernitrat. Vergr. 170.
Fig. 3. Kleinhirnrinde des Kaninchens. Methode: Salpetersäure-Silbernitrat. Vergr. 500.
Fig. 4. Grosshirnrinde der Ratte. Ameisensäure-Silbernitrat. Vergr. 170.
Fig. 5. Grosshirnrinde des Rindes. Ameisensäuremischung. Vergr. 500.
Fig. 6. Grosshirnrinde des Rindes. Salpetersäure-Silbernitrat. Vergr. 500.

Fig. 7. Kleinhirnrinde des Rindes. Behandlung: Ameisensäure-Silbernitrat und nachfolgende Eosinfärbung. Vergr. 500.

Fig. 8. Nervus ischiadicus des Kaninchens. Behandlung: 2% Silbernitrat, 4 Tage. Vergr. 170.

Fig. 9. Gefässe des Rückenmarkes der Taube; Zupfpräparat; Ameisensäure-Silbernitrat; Vergr. 500.

Fig. 10. Gefässe des Grosshirns des Rindes; Zupfpräparat; Ameisensäurebehandlung; Vergr. 500.

Fig. 11. Gefässe des Kleinhirnes des Rindes: Behandlung wie früher; Vergr. 500.

Fig. 12. Ein Stück Pia mater vom Grosshirne der Taube; Behandlung: Ameisensäure-Silbernitrat. Vergr. 170.

Fig. 13. Partie aus dem Nabelstrange eines todtgeborenen Kindes nach Behandlung mit der Ameisensäure-Silbernitratmischung. Vergr. 500.

(Aus dem anatomischen Institut zu Bonn.)

Ein Beitrag zur Lehre von der Regeneration, speciell der Hautdrüsen der Amphibien.

Von

Dr. **E. Vollmer,**
Assistent des anatomischen Institutes zu Bonn.

Hierzu Tafel XXIV und XXV.

Zwar ist die alte Streitfrage, ob die Secretion eine vitale Function der Drüsenzellen ist, oder ob sie die Auflösung und den Tod derselben zur Folge hat, von M. Nussbaum[1]) durch Beobachtungen an einzelligen Drüsen des Argulus foliaceus entschieden. Es steht jetzt fest, dass nicht etwa jeder Secretion ein Ersatz der alten Drüsenzellen durch neue auf dem Fusse zu folgen braucht, sondern dass sich die Zelle aus ihrem protoplasmatischen Theile zu neuer Secretbildung verjüngen kann, wie es Pflüger[2]) immer betonte.

Allerdings ist nach einer gewissen Arbeitszeit die Energie der Drüsenzelle ebenso gut verbraucht, wie es bei den andern Zellen der Fall ist. Eine Regeneration wird auch hier nothwendig. Darauf weisen die zu gewissen Zeiten in den Drüsen gefundenen Mitosen[3]) hin.

Die vorliegende Arbeit behandelt die Frage, wie die Regeneration in gewissen Hautdrüsen der urodelen Amphibien vor sich geht. Leydig[4]), der der Amphibienhaut eine grosse Auf-

1) M. Nussbaum, Mittheilungen über den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 21, pag. 330.

2) Pflüger, Die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn 1866, pag. 41.

3) M. Nussbaum, a. a. O. pag. 334 sq.

4) Leydig, Die anuren Batrachier der deutschen Fauna. Bonn 1877. — Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrbuch. Bd. II. — Ueber die Molche der Württemberger Fauna. Berlin 1867. — Ueber die äussern Bedeckungen der Reptilien und Amphibien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IX. — Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XII.

merksamkeit zugewandt und uns über die Histologie derselben, wie auch besonders der Hautdrüsen sehr wichtige Aufschlüsse gegeben hat, erwähnt die Regeneration der Drüsen nicht. Auch Pfitzner[1]) hat sich offenbar die Frage nach der Hautdrüsenregeneration bei seinen ausführlichen Arbeiten über die Salamanderhaut nicht vorgelegt.

Ebensowenig Barfurth[2]), Schultz[3]), Engelmann[4]) oder Seek[5]). Der erste, der darauf hinweist, ist Fraisse[6]), wenn auch seine Auffassung nicht klar den wirklichen Vorgang bezeichnet. Jedoch spricht er von einer Nothwendigkeit des Ersatzes der ganzen alten Drüsen durch neue, frische. Er schreibt: „Solche Drüsen können nicht das ganze Leben eines Thieres hindurch fungiren; es muss eine gewisse Erschöpfung und mit ihr eine Rückbildung statthaben." „Es bilden sich zwischen den grossen, noch functionirenden Drüsen neue, kleine, welche später die Grösse der alten erreichen können." Diese Vorstellung ist, wie gesagt, nicht ganz zutreffend. Immerhin vertritt Fraisse mit ihr die Ansicht, dass sich die Drüsen nicht etwa nur successive aus ihren einzelnen Elementen, sondern in toto regeneriren.

Heidenhain[7]) blieb es vorbehalten, die richtige Ansicht histologisch zu begründen. In Gemeinschaft mit seinem Schüler Ph. Nicoglu unternahm er genaue und mit allen Mitteln der modernen mikroskopischen Technik und Färbemethoden angestellte Nachforschungen über die Hautdrüsen der Amphibien. Bei denselben kamen ihm neben interessanten Reactionen der Gift-

1) Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrbuch. Bd. VI. Heft 4. — Die Schleimzellen in der Epidermis der Larve von Salamandra maculosa. Dissert. Kiel 1879.

2) D. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 37.

3) P. Schultz, Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34.

4) Engelmann, Die Hautdrüsen des Frosches. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiologie. Jahrg. 1872. Bd. 5.

5) Seek, Ueber die Hautdrüsen einiger Amphibien. Dissertat. Dorpat 1891.

6) P. Fraisse, Die Regeneration von Geweben und Organen. Kassel und Berlin, 1885, pag. 83.

7) Heidenhain, Die Hautdrüsen der Amphibien. Sitzungsber. der Würzb. physik. medic. Gesellschaft, 1893, V. Sitzung.

und Schleimzellen in den entsprechenden Drüsen, deren Form und Grösse er ausführlich schildert, auch merkwürdige Regenerationserscheinungen zu Gesichte, ausschliesslich an den Giftdrüsen von Triton alpestris. Seine Beobachtungen führten ihn zu dem Schlusse, dass die „Regeneration dieser Giftdrüsen mit „grosser Wahrscheinlichkeit von einigen, unscheinbaren Elementen „(Zellen) ausgeht, welche sich neben den Riesenzellen in der „Nähe des Schaltstückes zwischen den ersteren und den glatten „Muskelzellen des oberen Drüsenpoles eingeklemmt vorfinden. „Diese Elemente sind ganz flache Gebilde, deren Plasma keine „Granula (Secretmaterial) enthält; sie kommen mitunter auch „unter abgerundeten Formen vor. An der Stelle dieser Zellen „fanden sich in einigen Drüsenbeuteln Wucherungen, von denen „eine völlige Neubildung aller epithelialen Bestandtheile des „Drüsenkörpers ausgeht. Innerhalb der alten Muskelwand eta„blirt sich eine neue Drüse, welche an die Stelle der alten Rie„senzellen tritt."

Diese Mittheilung gab die Anregung zu meiner Arbeit; die Heidenhain'sche Entdeckung über den neuen Regenerationsmodus konnte ich bestätigen und in Bezug auf die Herkunft der neuen Drüsenbeutelchen und das Verhalten der glatten Muskelzellen bei diesem eigenthümlichen Vorgange erweitern.

Untersuchungsmethoden.

Nussbaum[1]) hat sich früher einmal auf folgende Weise über den Zustand der gereizten und ruhenden Drüsenzellen in den grossen Giftdrüsen von Salamandra maculosa Kenntniss verschafft. „Er decapitirte einen Salamander, schnitt die Wirbel„säule mit Haut und Rückenmuskeln aus dem Rumpfe und führte „in kurzem Abstande nadelförmige Electroden quer durch das Präparat." So konnte er eine kurze Hautstrecke mit ihren Drüsen reizen. Dies geschah mit schwachem Strome. Es war wohl anzunehmen, dass stärkere Ströme die Zellen zum Zerfall und Tod bringen könnten. So zielten denn meine Versuche

1) Nussbaum, Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mittheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, pag. 302.

darauf, mit solchen Strömen die Regeneration künstlich anzuregen, ihren Verlauf zu beobachten, was natürlich nur bei lebenden Thieren, die alle, gleichzeitig gereizt, in bestimmten Zeitfolgen nach der Reizung getödtet und untersucht wurden, möglich war. Heidenhain hatte sich auf die Beobachtung des Ersatzes alter Drüsen durch neue beschränkt, wenn diese normaler Weise abstarben. Den Vorgang des Todes und Ersatzes in ganzen Hautstrecken künstlich hervorzurufen, war meine Aufgabe. Gelang die Lösung, so war das Untersuchungsmaterial ein grösseres. Der bei Heidenhain nur in vereinzelten Drüsen beobachtete Ersatz war dann ein allgemeiner Process geworden, und die Beobachtung an diesen zahlreichen im Verfall und in der Regeneration begriffenen Drüsen ermöglichte genauere Angaben über die Herkunft der Ersatzzellen und die Ausdehnung des ganzen Vorganges auf sämmtliche Drüsenbestandtheile.

In Vorversuchen bei Triton cristatus, taeniatus und alpestris wurden theils ungereizte Drüsen untersucht, theils gereizte nach verschieden langer Zeit des Fortlebens der Tritonen. Somit ergab sich der Bau der Gift- und Schleimzellen und die Stärke des anzuwendenden electrischen Stromes. Triton taeniatus erwies sich als ungeeignet, einmal wegen der geringeren Widerstandsfähigkeit gegen den electrischen Strom; dann aber auch, weil die geringere Secretion und die kleinere Beschaffenheit der Giftdrüsen keine hinreichende Sicherheit ergab, wann und ob die Drüsen als zweckmässig gereizt anzusehen waren. Triton cristatus wäre, was die Grösse der Drüsen angeht, wohl geeignet gewesen, wenn die hinreichende Zahl von Thieren zu Gebote gestanden hätte. So wurden die entscheidenden Versuche an Triton alpestris angestellt, der sowohl den electrischen Reiz gut ertrug, als durch die Zahl seiner Rückendrüsen besonders dienlich erschien und endlich das Thier war, an welchem Heidenhain die Regenerationen zuerst gesehen hatte.

Die Versuchsanordnung war folgende: Zwanzig Exemplare von Triton alpestris wurden mit einem Inductionsstrome auf einer Hautstrecke der rechten Rückenseite gereizt, die sich, von den hinteren Extremitäten anfangend, ungefähr 2 cm nach vorne erstreckte. Den Inductionsstrom regte ein thermo-electrischer Apparat an, den mir die Güte des Directors des pharmakologischen Institutes, Herrn Geheimrath Prof. Dr. Binz verschaffte. Schon

zu einer früheren Arbeit[1]) war der Apparat von mir benutzt worden. In der Inductionsrolle ist ein Bündel Eisenstäbe verschieblich angebracht und mit einer Scala von 0—14 versehen, so dass 0 den schwächsten, 14 den stärksten Strom bedeutet. Die Electroden laufen in einen Holzgriff zusammen, an dessen Ende sie in Form von dünnen Metallgriffeln herausragen, etwa einen cm auseinander stehen und bis zu einer Entfernung von 5—10 cm auseinander gebogen werden können. Bei einem Electrodenabstande von ungefähr 2 cm, entsprechend der oben geschilderten Hautstrecke, wurden die Thiere mit einem Strome gereizt, welcher der Stromstärke 10 der Scala gleich war. Bei einer Unterbrechungszahl des primären Stromes von 60 in der Secunde gaben die Electroden des secundären Stromes bei dieser Stromstärke zusammengebracht eben sichtbare Fünkchen. Die Reizung war so stark, dass die Thiere, derselben ungefähr 3 bis 4 Minuten ausgesetzt, an den hinteren Extremitäten fast völlig gelähmt waren und sich im Aquarium nur langsam erholten. Vier starben. Für sie war der Strom offenbar zu stark gewesen, und mit den gelähmten Gliedern konnten sie sich nicht zur Wasseroberfläche aufarbeiten und ertranken. Während der Reizung wurde die Haut der Thiere, die ausserhalb des Wassers bald trocknet, feucht von dem weisslichen, producirten Secret, das sich von der dunklen Haut des Triton alpestris gut abhebt. Nach den angegebenen 3—4 Minuten quoll auch bei versuchter, fortgesetzter Reizung kein Secrettröpfchen mehr aus den Ausführungsgängen hervor[2]). Am dritten Tage wurde das erste Thier getötet. Auch bei den folgenden Thieren — immer einen um den anderen Tag wurde ein weiteres getötet — wurde der Schwanz in der Cloakengegend abgetrennt und das Thier etwa 2 cm vor den hinteren Extremitäten quer durchschnitten, die Ein-

1) E. Vollmer, Ueber die Wirkung des Brillenschlangengiftes. Arch. f. experim. Pathol. u. Therapie. Bd. XXXI, pag. 8.

2) Eine physiologisch-medicinische Bemerkung sei mir hier gestattet über die Stärke der Reizkraft des Secretes der Giftdrüsen von Triton alpestris. Die Reizung eines einzelnen Thieres brachte mich bei der Einathmung des intensiven Geruchstoffes, den das Secret mit sich führt, jedesmal zum Niessen; reizte ich mehrere Thiere hinter einander, so konnte ich bei mir zu jeder Zeit einen heftigen Schnupfen auslösen, der sofort verschwand, wenn ich das Laboratorium verliess. Vergl. hierzu auch Leydig's Angaben.

geweide herausgenommen und nun das ganze, hintere gereizte Thierstück in Flemming'sche Lösung gebracht. Nach vierundzwanzigstündiger Einwirkung derselben wurde das Präparat in fliessendem Wasser ausgewaschen und in Alkohol von steigender Concentration gehärtet. Wenn der 80%ige Alkohol ausreichend gewirkt hatte, wurden mit einem scharfen Rasirmesser ungefähr 1 cm lange und 1—2 mm breite Hautstücke abgeschnitten, in absoluten Alkohol gelegt, weiter in Paraffin eingebettet und Serienschnitte angefertigt. Als Färbemittel wurde Delafield'sches Hämatoxylin angewandt. In dieser Weise sind alle Präparate behandelt, da die Härtung mit Sublimat die Epithelialgebilde, auf die es hauptsächlich ankam, nicht so klar zeigte. Auch ist die Färbung mit Alaunkarmin etc. keine so deutliche. Ueberhaupt pflichte ich völlig den Worten Nagel's[1]) bei, wenn er über die Behandlung mit Flemming's Lösung und die Hämatoxylinfärbung schreibt: „Nach meinen Erfahrungen verdient sie vor allen den Vorzug, weil sie die histologischen Verhältnisse der verschiedenen Gewebe am besten zu bewahren vermag. Dieser Vorzug tritt am deutlichsten an den epithelialen Geweben zu Tage." Mit den Behandlungsmethoden der Schnitte wurde auch deshalb nicht gewechselt, um die Weiterentwickelung der Regenerationsvorgänge immer unter gleichen Bedingungen verfolgen zu können.

Der Bau der Giftdrüsen.

Ehe das zum Verständnisse der folgenden Auseinandersetzungen Nothwendige über den Bau der Giftdrüsen kurz recapitulirt wird, soll mit ein paar Worten auch der Matrix der Drüsen, der Epidermis selbst, gedacht werden. Nach Pfitzner's Untersuchungen bei Salamandra maculosa steht die alte Eintheilung der Epidermis der Amphibien in Horn- und Ersatzschicht wohl endgültig fest, und es besteht gar keine Nothwendigkeit, die erstere mit P. Schultz[3]) als Häutungsschicht zu

1) Nagel, Ueber die Entwickelung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, pag. 271.

2) Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien I. Morph. Jahrbuch. Bd. 7, 1880, pag. 502.

3) P. Schultz, Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, 1889.

bezeichnen, wie dies A. Schuberg[1]) richtig betont. Dass die scheinbare Cuticula der Epidermis eben nichts weiter ist, als die zusammenhängende, oberste Hornepithellage, ist ja auch wohl allgemein angenommen, und mir machten es viele Bilder klar, an denen sich diese Schicht abgehoben und umgelegt hatte, so dass man in ihr noch die Kerne der verhornten Zellen sehen konnte. Die Ersatzschicht umfasst die unter der Hornschicht liegenden Zellenlager, und in ihr finden die „Becherzellen" F. E. Schulze's oder „Flaschenzellen" Pfitzner's ihre Stelle. Darunter liegen die Zellen, die das eigentliche Keimlager der Epidermis darstellen; ihre rundliche Form tritt gerade den mehr länglichen Becherzellen gegenüber deutlich hervor und darf wohl als ein Ausdruck ihrer grösseren Differentiationsfähigkeit aufgefasst werden. In die Cutis hinein setzt sich nun die Epidermis in Form der Drüsen fort. Dieselben gehören ja, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, zu den epidermoïdalen Bildungen. Wie leicht aber auch im ausserembryonalen Zustande die Keimzelle des Rete Malpighi in eine Drüsenzelle sich umwandelt, ist an den Becherzellen der Amphibienhaut ersichtlich. Dieselben sind bekanntlich, wie F. E. Schulze[2]) zuerst nachwies, nichts anders, als einzellige Drüsen, die periodisch zum Zwecke der Abstossung der Hornschicht secerniren, Gebilde, die auch Pfitzner gefunden und ihrer Form wegen Flaschenzellen genannt hat. Das Rete Malpighi ist also ein Keimlager für verhornende und secernirende Epithelialzellen.

Zwischen den Becherzellen und der Hornschicht liegen verhornende Zellen, die sich durch ihre Zacken deutlich als Stachel- und Riffzellen ausweisen (Fig. 14).

Die Zahl der Zellen in der Epidermis, die auf einem senkrechten Schnitte untereinander erscheinen vom Rete Malpighi bis zur Hornschicht, beträgt nicht gleichmässig 3—6. Die oberste Hornlage ist eben manchmal noch vorhanden, manchmal schon abgestossen.

Was den Bau der besonders in Frage kommenden Giftdrüsen des Triton alpestris angeht, so sind dieselben bekannter

1) A. Schuberg, Beiträge zur Kenntniss der Amphibienhaut. Zool. Jahrbücher. Bd. VI, Heft 3 und 4, 1893.

2) F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. III.

Weise grosse, kugelförmige Gebilde, die in regelmässigen Reihen nur auf dem Rücken zu beiden Seiten der medianen Rückenlinie zu finden sind. Nach dem Bauche zu nimmt ihre Zahl und regelmässige Anordnung ab, um schliesslich ganz zu verschwinden. Diese runden Drüsenkugeln liegen im subcutanen Bindegewebe, werden von einer nicht zu dicken Tunica propria umspannt und sind mit den grossen Leydig'schen Riesenzellen angefüllt. Die Grösse dieser Zellen überschreitet diejenige gewöhnlicher Drüsenzellen, etwa der Submaxillaris oder des Pancreas, selbst wenn diese möglichst ausgeruht sind, um das Vielfache — 10 und 20fache ist nicht zu hoch —. In ihrem wandständigen Zellfusse, wenn ich den peripheren Theil so nennen soll, findet sich meist ein, oft mehrere Kerne vor. Der dem Drüsencentrum zugekehrte Theil ist mit zahlreichen Körnchen und Bläschen der verschiedensten Gestalt und Grösse angefüllt (cf. Fig. 5). Das Aussehen derselben veranlasste Leydig[1]), von gewissen „schaumigen Umwandelungen des Protoplasmas durch Auftreten zahlreicher Hohlräume" zu reden, und er vergleicht die Structur mit der eines Schwammes. Heidenhain bekämpft die Ansicht Leydig's, dass der wandständige Zelltheil einen grösseren Protoplasmareichthum habe und dem mehr centralen Theile der Riesenzelle die Secretbildung zukomme. Bei den grossen Zellen ist die Entscheidung dieser Frage um so schwieriger, als manche derselben im Zustande der Füllung und Ruhe eine so grosse Wandstrecke bedeckt. Jedenfalls geht die Secretbildung immer zuerst von dem central gelegenen Zelltheile aus. In spätern Stadien ist allerdings ein protoplasmaärmerer und -reicherer Theil an den Riesenzellen nicht mehr wahr zu nehmen, vielmehr ist die ganze Zelle von Bläschen und Granula so erfüllt, dass der meist recht grosse Kern in ihnen zu schwimmen scheint, ohne bestimmte Lagerung. Die Zellgrenzen sind aber keineswegs immer so scharf, wie es Heidenhain angiebt; vielmehr treten dieselben im Drüsencentrum oft ganz zurück, sodass eine Verschmelzung der Secret führenden Zelltheile mehrerer Zellen zur grossen Wahrscheinlichkeit gehört. Scharfe Zellbegrenzung findet sich nur im Anfang der Secretbildung. Je länger die Zellen ausruhten,

1) Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII, pag. 227.

desto mehr quellen sie auf; das Drüsenlumen, das gleich nach der Reizung deutlich zu sehen ist, wird immer kleiner und in dem letzten Stadium der Füllung, kurz vor der Entleerung sind die Zellgrenzen verwischt, sodass eine Verschmelzung der Zellen eintritt. Die ganze Secretbildung scheint in der Umwandlung des ursprünglichen Protoplasmas in kleine Körnchen, der Grössenzunahme dieser und der schliesslichen Bildung von grossen Blasen zu bestehen. Sehr oft fanden sich Bilder wie in Fig. 7 dargestellt. Die Zellen im letzten Stadium der Secretbildung am Drüsenpole, der der Epidermis zugekehrt ist, sind mit Blasen der verschiedensten Grösse angefüllt, während die mehr centralen und peripher an der Drüsenwand liegenden Riesenzellen erst Körnchen tragen. An der Peripherie der Drüsenkugel finden sich die Zellgrenzen meist deutlich. Hier liegen denn auch die wandständigen Kerne, deren man nicht selten mehrere in einem Zellraume zählt. Die Leydig'schen Riesenzellen sind eben vielfach multinucleär. Innerhalb derselben, in der Secretmasse, fiel zuweilen eine eigenthümliche Schichtung auf, indem dunklere und hellere Streifen abwechselten.

Auch Leydig[1]) hat ähnliches gesehen, allerdings bei Tritonen nur in den Zellen der Drüsen der Daumenschwielen, die „durch eine eigenthümliche Sonderung des Protoplasma in regelmässige Stücke wie quergestreift" erscheinen. Dann beschreibt er dasselbe bei den Zellen von Schlangendrüsen[2]).

Die Tunica propria der Drüsen ist von zartfaseriger Structur und mit vielen glatten Muskelfasern durchsetzt, deren grosse Kerne und prachtvollen Fibrillenbau Leydig und Heidenhain ausführlich schildern. Leydig schon vergleicht den Verlauf dieser Muskelzellen mit demjenigen der Meridiane eines Globus. Besonders deutlich werden sie immer an dem der Epidermis zugewandten Drüsenpole und strahlen hier in die Epithellager ein. Zum Ausführungsgange verhalten sie sich aber nicht etwa wie Pfitzner[3]) es bei Salamandra maculosa schildert. Sie bilden keinen fest geschlossenen Mantel um denselben, sondern

1) Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII, pag. 228.

2) Leydig, Ueber die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier. Arch. f. mikr. Anat. 1873, Tafel XXIII.

3) Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. 6.

gleichen hier, wie Leydig[1]) es darstellt, einer Fischreuse. Dass aber die contractilen Faserzellen weit, bis fast unter die oberste Hornschicht, in die Epidermis einstrahlen, ist unzweifelhaft. Bei Salamandern ist es so deutlich, dass es kaum übersehen werden kann, trotz der gegentheiligen Ansicht von P. Schultz[2]), und ich konnte die Angabe Pfitzner's nur bestätigen. Die sphincterartige Anordnung der glatten Muskelfasern am obern Drüsenpole — die Fasern sollen, wie die Breitengrade den Globus, den oberen Drüsenpol umspannen —, habe ich nicht finden können; keinesfalls kommen solche Faserordnungen bei Triton vor. In den 1000 und mehr Schnitten, die ich genau durchsah, fand sich nicht ein Bild, das darauf hingewiesen hätte, und bei den Salamanderdrüsen wurde wohl eine prachtvolle Muskelhaut mit meridional gestellten Elementen wiederholt beobachtet (Fig. 4), aber nicht der Sphincter von P. Schultz. Die Fischreuse von Leydig[3]) giebt auf dem Querschnitte das gezeichnete Bild. Durch die Lücken zwischen ihren Fasern ist eine Verbindung der Zellen des Rete Malpighi mit den Drüsenzellen möglich und ein Weg zur Einwanderung neuer Zellen hierher in die Drüsen hinein gegeben (cf. Fig. 6). Diese mit dem Epithel so fest verbundenen Muskelfasern lösen sich endlich in der Epidermis in ganz feine Fibrillen auf. Die fibrilläre Structur derselben ist am deutlichsten an Präparaten zu sehen, die stark gereizt waren, ohne indess schon zum Zerfall zu neigen.

Was den Ausführungsgang selbst der Giftdrüsen bei Triton alpestris angeht, so ist derselbe nicht immer innerhalb der Epidermis ausgekleidet von einer einzigen, trichterförmigen, auf sich selbst zurückgerollten Zelle", wie es Heidenhain angiebt. An seiner Bildung betheiligen sich bei den Giftdrüsen, die daraufhin von mir näher untersucht wurden, auch mit Hülfe von Macerationen, stets an der Bildung des Ausführungsganges der Schleimdrüsen meist mehrere Zellen mit Kernen, deren längster Durchmesser mit der Achse des Ausführungsganges parallel läuft. Diese

1) Leydig, Ueber die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12, pag. 204.

2) Paul Schultz, Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34, pag. 50, Anmerkung.

3) cf. Leydig, Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. 1876, 2. Bd., Tafel XVIII, Fig. 6.

Zellen sehen denjenigen, die in den obersten Schichten der Epidermis liegen, zum Verwechseln ähnlich. Ueberhaupt wird die Beschaffenheit der Zellen, je näher sie dem Ausführungsgange liegen, eine solche, wie sie in den entsprechend von der Epidermisoberfläche entfernt gelegenen zu sein pflegt. Wenn auch schematisch, so ist das Epithel des Drüsenausführungsganges jedenfalls richtig von F. Maurer[1]) dargestellt. Die Grenze zwischen Deck- und Absonderungsepithel ist allerdings nicht so scharf, wie er sie zeichnet, und ausserdem schiebt sich vielfach noch das von Heidenhain zuerst beschriebene Schaltstück zwischen beide Epithelarten ein. „Die unscheinbaren Zellenelemente, die sich neben den Riesenzellen in der Nähe des Schaltstückes zwischen den ersteren und den glatten Muskelzellen des oberen Drüsenpoles eingeklemmt" vorfinden sollen, wie Heidenhain will, liessen sich nicht in allen Drüsen nachweisen. Auch zeigten sich Drüsen, in denen das Schaltstück fehlte. Die Grenze von Epithel und Cutis (cf. Fig. 2) ist bei Triton alpestris durch die zahlreichen Chromatophoren besonders scharf markirt. Dieselben umspannen somit auch den Drüsenkörper mit ihren vielen, reich verästelten Ausläufern, und auf Schnitten, die zur Epithelialoberfläche parallel geführt wurden, zeigte sich um den Drüsenhals und -körper ein schwarzer, fest geschlossener Ring von lang auslaufenden Pigmentzellen.

Gereizte Drüsen.

Die Hauptgesichtspunkte, nach denen die gereizten Drüsen untersucht werden sollten, waren nun folgende: Brachte die starke, electrische Reizung einen völligen Drüsentod zuwege und war sie dann im Stande, die Bildung der Heidenhain'schen Drüsenbeutelchen künstlich anzuregen? Oder war sie in solchen Drüsen, in denen sich die Drüsenbeutelchen schon vorfanden, im Stande, die Entwickelung dieser Gebilde zu beschleunigen? Gab es endlich noch einen andern Regenerationsmodus, für den Fall, dass weder neue Drüsenbeutelchen sich bildeten, noch die alten sich auf die Reizung hin schneller entwickelten? — Der elec-

1) F. Maurer, Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen. Gegenbaur's Morph. Jahrb. 18, pag. 790.

trische Reiz war ein starker, wie oben geschildert ist. Bei einigen Tritonen bildeten sich einen Tag nach der Reizung Blasen auf der affizirten Hautstrecke. Solche Thiere wurden natürlich nicht unter den ersten getödtet, sondern unter den letzten. Welche Veränderungen bei ihnen in den Drüsen und der Epidermis vorgegangen waren, wird unten berichtet werden.

Die Drüsen von den Thieren, welche mit dem electrischen Strome in der oben geschilderten Weise gereizt waren, zeigten ein von dem natürlichen Zustande abweichendes Bild. Der Drüsenglobus ist in Präparaten von demselben Tage der Reizung bis auf die Hälfte und ein Viertel des normalen Ruhezustandes zusammengezogen. Mikrometrische Untersuchungen ergeben über dies Verhältniss folgende Zahlen: Ungereizte Drüsen messen vom Ausführungsgange bis zum Fundus 100, gereizte 55 μ. Die Kerne der Drüsenzellen, die im Zustande der Füllung meist peripher an der Wandung liegen, sind in den gereizten Drüsen in das Innere der kleinen Zellen gerückt und grösser geworden. In späteren Stadien zeigen sie sich im lebhaften Verfalle, der sich durch starkes Aufquellen, hellere Contouren und sehr auffallende Grössenzunahme charakterisirt. In einem Präparate vom 10. Tage nach der Reizung finden sich in Auflösung begriffene Kerne, deren längster Durchmesser bei ovaler Form auf dem Durchschnitt 30 μ, deren querer Durchmesser 15 μ beträgt. Die kräftigen Kerne der gesunden Drüsenzellen messen meist nicht über 9 μ im längsten und 6 μ im queren Durchmesser. Die Zellgrenzen der grossen Riesenzellen im gefüllten Zustande sind oft undeutlich. Dieselben treten, wenn das Secret entleert ist, wie in Präparaten, gleich nach der Reizung angefertigt und untersucht, deutlicher hervor. Viele Zellen scheinen ein Fachwerk von Verbindungsfäden zwischen Kern und der scharf sichtbaren Zellgrenze zu besitzen. Vielleicht besteht aber das Protoplasma der Drüsenzellen aus einer helleren, homogeneren und dunkleren Masse, die durch die Flemming'sche Lösung gerinnt und ein derartiges Netzwerk vortäuscht. Die in der Epidermis gelagerten Zellen sind in den ersten Präparaten noch frei von Mitosen. Ebensowenig finden sich solche in dem Drüsenepithel. Dagegen finden sich in einigen wenigen Drüsen dieser Präparate, die aus den ersten Tagen des Mai stammen, schon die Heidenhain'schen Anlagen zu den neuen Drüsen: nennen wir sie kurz Drüsenknospen.

Sie sind noch klein, liegen dicht an der alten Drüsenwand und bestehen meist aus ca. 7—8 deutlichen jungen Drüsenzellen.

Ueber ihren Ursprung folgen erst weiter unten ausführliche Angaben. Ihre Form und ihre Lagerung ist aus Fig. 12 zu ersehen. — Präparate vom sechsten Tage nach der Reizung weisen in der Epidermis viele Mitosen auf, die in einigen Schnitten auffallend häufig in der Nähe der Ausführungsgänge vorkommen. Die Drüsenzellen sind klein, wie vorher; in einzelnen sammelt sich wieder Secret an. Auch der starke electrische Reiz hat die Zellen nicht alle zur Auflösung gebracht. In vielen Drüsen zeigen sich noch lebenskräftige Zellen. Die Serienschnitte vom 10. Tage nach der Reizung zeigen folgende Bilder: In der Mehrzahl sind die Drüsenzellen in der Auflösung begriffen. Im Innern des Drüsenraumes liegen die Schollen des Protoplasma, die Kerne sind gross und blass und vielfach schon zerfallen. Zahlreiche Mitosen im Rete Malpighi, oft 3—4 in einem Gesichtsfelde und wiederum häufig in nächster Nähe des Drüsenausführungsganges. Die Chromatophoren, die in den Präparaten der ersten Tage in Folge der electrischen Reizung vielfach fest contrahirt waren und keine reiche Verästelung zeigten, strecken jetzt ihre Fortsätze wieder weit in die Epithelien hinein und um die Drüsenkörper herum. Auch in diesen Präparaten finden sich wieder die Drüsenknospen, theils etwas grösser, theils noch in den kleinen, schon beschriebenen Formen.

Die Präparate vom 14. Tage weisen in der Epidermis das gleiche Verhalten auf. Die Zellen des Rete Malpighi sind in starker Proliferation. Die Drüsenzellen im alten Drüsenglobus sind theils aufgelöst und offenbar im Zustande des Verfalls, theils sind sie wieder mit Secret gefüllt und im Stande, für den Fall der Noth ihrem Träger in alter Weise zur Vertheidigung mit ihrem giftigen Secretmaterial zu dienen. Dazu aber sind die Drüsenknospen weiter entwickelt. Früher kleiner und nur in wenigen Drüsensäcken, finden sie sich nun in den meisten vor. Ihre Grösse hat offenbar zugenommen. Sie schieben sich schon weit an der alten Drüsenwand herunter, und die Zahl ihrer neuen Elemente ist vielfach bis auf 20 gestiegen. Meist wachsen die Drüsenknospen, wie es Heidenhain schon beschreibt, an der alten Drüsenwand herunter, indem sie die alten Zellen und ihre

Kerne von derselben ab und in das Innere des Drüsenraumes hineindrängen. Indess kommen auch Abweichungen vor.

Stösst die frische Drüse bei ihrem ersten Wachsthumsvorstosse auf einen Widerstand, indem vielleicht eine der noch lebenskräftigen Riesenzellen mit ihrem wandständigen Protoplasmafusse noch fest an der tunica propria haftet, so quillt gewissermassen die weiche Bildungsmasse der jungen Drüse nach beiden Seiten über den Widerstand hinaus und „reitet" sozusagen auf ihm. Dadurch scheint sie dann zweitheilig zu werden. — Die Weiterentwickelung dieser merkwürdigen Gebilde nimmt aber nun in den folgenden Präparaten vom 18. bis 22. etc. Tage nicht den Verlauf, der erwartet war. Wohl nimmt dem Anscheine nach die Drüsenknospe an Zahl ihrer Elemente zu, aber in nur wenigen Fällen nahm sie etwa die Hälfte des alten Drüsenraumes oder gar mehr ein. Innerhalb desselben erhalten sich meist einige alte Secretionszellen und können durch indirecte Theilung einen Ersatz des zerfallenen Zellmaterials schaffen. Solche Bilder zeigt Fig. 9. Wesentliche Veränderungen der mikroskopischen Bilder zeigen die späteren Präparate nicht. Die Folgezustände der electrischen Reizung, der Zerfall der alten „müden" Drüsenzellen ist beschleunigt, die Ersetzung dieser durch jüngere lebensfähigere Elemente aus dem alten Drüsensacke und die schnellere und allgemeinere Entwickelung der Drüsenknospen ist angeregt. Diese letzteren merkwürdigen Gebilde sind aber offenbar erst, wie die Blattknospen, bestimmt, einen Ersatz nach einer bestimmten Zeit, etwa einem Jahre, zu ermöglichen, bis die Leistungsfähigkeit sämmtlicher im alten Drüsensacke noch vorhandener Drüsenzellen erschöpft ist.

Ist nun die Frage nach dem Verlaufe des Ersatzes der alten Drüsen nicht völlig zum Abschluss gekommen, so haben sich bei der grossen Zahl der beobachteten Drüsenknospen in den verschiedensten Entwickelungsstadien einige, wie mir scheint, nicht unwichtige Thatsachen klar legen lassen. Was zunächst die Herkunft der Drüsenknospen angeht, so giebt Heidenhain an, dass sie sich aus Zellelementen entwickeln, welche „zwischen dem Schaltstücke und den Riesenzellen eingeklemmt" seien. Querschnitte durch die Drüsenknospen an der Stelle ihres Zusammenhanges mit dem Schaltstücke und der Epidermis wiesen mit grosser Deutlichkeit auf einen andern Bildungsmodus. Es

fand sich eine Continuität der „eingeklemmten“ Elemente mit dem Rete Malpighi. Sollten dieselben also nicht vom Rete Malpighi einwandern und sich nun innerhalb der alten Drüse zu Drüsenzellen differenziren, wie es die ersten Drüsenzellen im Verlaufe der embryonalen Entwickelung thun? Aber welcher Weg steht diesen Zellen offen?

Schon oben ist auf die Anordnung der Muskelfasern an dem Drüsenpole hingewiesen worden, der unmittelbar unter der Epidermis liegt. Leydig hat zuerst dargethan, wie hier die Muskelzellen wie eine Fischreuse in das Epithellager einstrahlen. Somit ist zwischen diesen Muskelfasern ein Zusammenhang der Drüsenzellen mit dem Keimlager des Rete Malpighi möglich. Hierher stammen die unscheinbaren Elemente neben dem Schaltstücke. Jede Drüse trägt also den potentiellen Ersatz nicht in den wenigen, eine bestimmte Zeit ausruhenden und dann plötzlich von einem Regenerationsimpulse ergriffenen Elementen in sich, sondern der Mutterboden der alten Drüse ist auch derjenige der neuen. Diese neue Drüse entwickelt sich aber erst, wenn durch eine lange Secretionsthätigkeit die Ersatzfähigkeit der alten Drüsenzellen erschöpft ist.

Dass aber dieser a priori wahrscheinliche Zusammenhang thatsächlich besteht, wurde auch durch Präparate klar, die durch Anlegung von Schnittreihen parallel zur Epidermisoberfläche gelegt wurden. Der obere Drüsenpol wird da von einem schwarzen Pigmentring umgeben. Man sieht die einstrahlenden Muskelzellen, die an der Seite, wo sich die Drüsenknospe gebildet hat, auseinandergedrängt sind und zwischen sich das Ersatzzellmaterial aus dem Rete Malpighi durchlassen. Dem entspricht auch die grössere Zahl der Mitosen innerhalb der ersten Zeit nach der electrischen Reizung im Rete Malpighi. Das hier geschaffene neue Zellmaterial quillt in Form der Drüsenknospen in die der Auflösung verfallenen Drüsen ein — denn dass durch die electrische Reizung die Zahl der Drüsenknospen eine vermehrte geworden ist, zeigen mir auch Präparate aus dem Monate Juli, die nicht gereizt waren und deren Drüsenknospen weit weniger zahlreich waren. — Die Ausbildung dieser künstlich hervorgerufenen Drüsenknospen allerdings macht keine grösseren Fortschritte, als die der normaler Weise auftretenden.

Einige wenige Drüsen waren nun von dem electrischen

Strome so stark afficirt, dass alle Zellen zu Grunde gegangen waren. Drüsenzellen, Epithelzellen der Epidermis und die contractilen Elemente der tunica propria waren zerstört und an die Stelle des Secretionsorganes eine bindegewebige Neubildung getreten. In fast allen derartigen Fällen [Fig. 11] war die tunica propria noch erhalten und zu sehen; das Bindegewebe um dieselbe aber stark vermehrt und von zahlreichen Leucocythen durchsetzt. In das Innere des früheren Drüsenraumes waren in durchaus unregelmässiger Weise — im grossen Gegensatze zu der immer regelmässigen Bildung der Drüsenknospe — Epithelzellen eingewandert, lagen zerstreut innerhalb der tunica propria umher und waren vielfach von ebenfalls eingedrungenen Leucocythen umgeben.

Was nun die Beschaffenheit des Zellmaterials der Drüsenknospe angeht, so wächst mit der neuen Anlage eine völlig selbständige Bildung in den alten Drüsenraum hinein. Es finden sich also sowohl Drüsenzellen als Muskelzellen in ihr. Das gilt sowohl von den normalen, wie von denen, deren Entstehung dem electrischen Strome zugeschrieben werden muss. Ganz deutlich heben sich schon an Knospen, die etwa nur ein Achtel der alten Drüse ausmachen, die Muskelzellen mit ihrer länglichen Gestalt von den rundlichen Drüsenzellen ab, und auch ihre periphere Anordnung lässt ihre zukünftige Function errathen. Dazu findet sich an vielen Drüsen nicht nur ein Verfall der Drüsenzellen, sondern auch die Muskelzellen sind in der Auflösung begriffen, die sich durch mangelhafte Färbbarkeit, undeutlichere Granulirung der Kerne manifestirt [Fig. 10]. — Das ist aber das Merkwürdige an diesen Drüsenknospen, eine Erscheinung, die vielleicht einzig dasteht, wenigstens soweit ich die Entwicklungs- und Regenerationsgeschichte kenne, dass sich diese Giftdrüsen der Tritonen periodisch in toto regeneriren. Wohl findet ein successiver Ersatz einzelner alter Zellen aus der Nachbarschaft statt. Aber derselbe ist unzulänglich. Nach einem gewissen Zeitraume oder einem besonders starken Reize findet ein totaler Ersatz des ganzen Organes statt, in einer Weise, die dem normalen, embryonalen Entwicklungsmodus analog ist.

P. Fraisse giebt also den Regenerationsvorgang der Hautdrüsen bei Amphibien richtig an, wenn er schreibt: „Es bilden sich zwischen den grossen, noch functionirenden, aber am Ende ihrer Thätigkeit stehenden Drüsen, neue, kleine“. Es kommen

in der Amphibienhaut, in unserm Falle bei Triton alpestris nicht nur verschiedene Drüsentypen — die Gift- und Körnerdrüsen der Autoren — vor, sondern diese wieder in verschiedenen Entwicklungsstadien, und es tritt nach dem Absterben der höchsten Entwicklungsstufe ein successiver Ersatz von den nachfolgenden Stadien aus ein. Aber nicht, etwa wie in den Ovarien bei der Bildung der Pflüger'schen Schläuche, von einer beliebigen Stelle des Epithels, sondern von der Stelle, woher auch die alte Drüse ihren Ursprung nahm, und an ihrer Stätte, nicht beliebig zwischen den alten Drüsen, so dass die neue Drüse gerade wieder da liegt, wo die alte eingegangen war. Der Boden aber, auf dem die neue Drüse wächst, sind nicht die „unscheinbaren Elemente" Heidenhain's, sondern in letzter Linie das Keimlager des Rete Malpighi in unmittelbarer Nähe des Drüsenausführungsganges. Das Rete Malpighi giebt also den Ersatz nach oben für die unthätig verhornenden Epithelzellen, nach unten für die durch ihre angestrengte Arbeit erschöpften Drüsenzellen — auch nur modifizirte Epithelzellen — her; nach oben und nach unten differenziren sich diese indifferenten und bildungsfähigen Keimzellen, das eine Mal für die Haut, das andre Mal für die Drüsen um und führen somit nur die Aufgabe fort, die ihnen schon in der Embryonalzeit zugefallen war.

Zusammenfassung.

1) Schwache electrische Reizung bringt eine Secretausstossung ohne Schädigung der Drüsenzellen zu wege. Mässig starke, electrische Reizung bringt in den Giftdrüsen des Triton alpestris eine grosse Zahl der Leydig'schen Riesenzellen zur Auflösung und zum Verfalle. Die jüngsten und kräftigsten Elemente vermögen aber dem starken Strome zu widerstehen und einen theilweisen Ersatz zu schaffen.

2) Die Bildung der Heidenhain'schen neuen Drüsenanlagen, die ich vorschlage Drüsenknospen zu nennen, wird durch starke, electrische Reizung beschleunigt und verallgemeinert.

3) Weder die normaler Weise vorkommende Drüsenknospe, noch die künstlich angeregte bildet sich innerhalb einiger Monate zur vollen, reifen Drüse, sondern braucht einen grösseren Zeitraum.

4) Der Mutterboden der Drüsenknospe ist das Keimlager des Rete Malpighi. Auch die von Heidenhain erwähnten „unscheinbaren Zellenelemente", denen er die Bildung der Drüsenknospen zuschreibt, stammen vom Rete Malpighi her.

5) Die Drüsenknospen enthalten sowohl Drüsenzellen, als glatte Muskelfasern. Das Rete Malpiphi ist also noch im ausserembryonalen Zustande in der Lage, glatte Muskelfasern zu bilden.

Zum Schlusse spreche ich Herrn Prof. Dr. Nussbaum für die Anregung zu dieser Arbeit und für seine freundliche Hülfe bei derselben meinen besten Dank aus.

Erläuterung der Abbildungen auf Tafel XXIV und XXV.

Fig. 1. Ungereizte Giftdrüse von Triton alpestris. Der senkrecht zur Epithelialoberfläche geführte Schnitt hat den Ausführungsgang halbirt und zwei Muskelzellen der Leydig'schen Fischreuse getroffen. Einwärts von diesen sieht man die Zellen des Heidenhain'schen Schaltstückes. An der rechten Seite der Drüse liegt ein Stück der Muskelhaut der Drüse vor; die Zellen schliessen hier dicht aneinander. Man zählt drei bis vier Fasern auf einem Meridiane vom obern zum untern Drüsenpole. Im Innern der Drüse Riesenzellen in verschiedenem Entwicklungszustande.

Fig. 2. Schnitt durch den obern Drüsenpol, parallel der Epitheloberfläche. Schaltstück, Muskelfasern, Chromatophoren.

Fig. 3. Ausführungsgang, dicht unter der Hornschicht. Horizontalschnitt.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den obern Drüsenpol einer Rückengiftdrüse von Salamandra maculosa.

Fig. 5. Drüsenknospe, in Continuität mit dem Rete Malpighi. Am Fundus derselben Drüsen- und Muskelzellen.

Fig. 6. Ausführungsgang, Horizontalschnitt. Neben dem Lumen des Ausführungsganges die Fischreuse. Die Fibrillen im Querschnitt.

Fig. 7. Drüsenknospe, die auf der alten Drüse reitet, links unten, an dem einen Fundus, eine junge Muskelzelle.

Fig. 8. Unregelmässig einwuchernde Drüsenzellen, in Continuität mit dem Rete Malpighi. Wirkung der starken Reizung. Links in der alten Drüse Schollen zu Grunde gegangener Drüsenzellen. Am linken und rechten Bildrande Schleimdrüsen. Leukocyten im periacinösen Bindegewebe und im Acinus selbst.
Fig. 9. Mitose im Drüsenepithel. Regeneration der Drüsenzellen der alten Drüse. Drüsenlumen. Im Epithel Stachel- und Riffzellen.
Fig. 10. Drüsenknospe. Muskelhaut, schräg getroffen. Links blasse, zerfallende Muskelfasern.
Fig. 11. Sehr starke Reizung. Völliger Zerfall aller Drüsenelemente, mit Ausnahme der tunica propria. Unregelmässig einwandernde Epithelzellen. Rings um die Epithelreste zahlreiche Leukocyten; ebenso Leukocyten im Drüsensäckchen.
Fig. 12. Drüsenknospe in Continuität mit dem Rete Malpighi Ausführungsgang schräg getroffen. Zellen um denselben in der Verhornung und Abplattung begriffen.
Fig. 13. Karyokinese in Drüsenzellen.
Fig. 14. Zweitheilige, einwuchernde Drüse, reitend auf alten, festhaftenden Zellresten. Im Epithel Mitosen, Stachel- und Riffzellen. Einzellige, sich abhebende Hornschicht.

Ganglienzelle und Neuroglia.

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**
in Breslau.

Hierzu Tafel XXVI.

Leydig betonte bereits im Jahre 1885[1]), bezugnehmend auf die Spinalganglien der Säugethiere, die engen Beziehungen der Ganglienzellen mit dem einhüllenden Gewebe. Er schreibt: „Es gibt aber Continuitätsverhältnisse zwischen den Nervenzellen und dem epithelialen Belag der neurilemmatischen Scheide im Bereich der pheripherischen Ganglienzellen, welche bisher kaum gewürdigt worden sind und doch zu einer anderen Auffassung

1) Zelle und Gewebe.

der grauen Substanz hindringen können". — „Löst sich der Ganglienkörper nur etwas von der Kapselwand ab, so tritt eine Erscheinung auf, die in der obschwebenden Frage von grosser Bedeutung ist. In den Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglienkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche sich das Protoplasma der Matrixzellen[1]), genauer deren Spongioplasma, mit dem Schwammwerke der Ganglienzelle verbindet. Dieser Zusammenhang ist bei achtsamem Zusehen mit Sicherheit wahrzunehmen. In diesem Verhalten der Matrixzellen zu den Ganglienkörpern erkennen wir eine wichtige Uebereinstimmung mit den Zellen des Netzwerkes der grauen Substanz in ihrer Beziehung zu den Ganglienkugeln. Hier im Gehirn und Rückenmark sind die Zellen nicht mehr flächig, nach Art eines Epithels, gelagert und von einander abgesetzt, vielmehr nach allen Richtungen völlig verschmolzen, so dass ihr Spongioplasma ein ununterbrochen zusammenhängendes Netz erzeugt. Und dort, wo sie in ihr System von grösseren Hohlräumen die Ganglienkugeln aufnehmen, steht das Netzwerk abermals in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem Balkenwerk des Ganglienkörpers." Leydig schliesst aus diesen Wahrnehmungen, dass das Spongioplasma der Ganglienzelle nur eine Gerüstsubstanz sein könne und das eigentlich Nervöse das von dieser umschlossene Hyaloplasma sei.

Im Jahre 1887 veröffentlichte ich[2]) ähnliche Beobachtungen für die Ganglienzellen der Chaetopoden, indem ich sagte: „Am Rande der Zellen werden die dicht gefügten Körnchen und Fibrillen des Mitoms vielfach durchsetzt von stärkeren, dunkler gefärbten Fibrillen, welche nicht gekörnt erscheinen, sondern feste Formen zeigen. Sie gehen einerseits allmählich nach innen in die gekörnten Fibrillen über, andererseits dringen sie nach aussen in die Subcuticularfaserhülle[3]) ein, in welcher sie meist aber nur auf kurze Strecken zu verfolgen sind, da sie durch ihre dunkle Färbung und ihre Stärke die grösste Aehnlichkeit mit den die Hülle bildenden Fasern haben. Durch diese allenthalben austretenden Fasern erscheint der Zusammenhang zwischen Zelle und Hülle als ein so inniger, dass es oft schwer fällt, am Rande

1) Der neurilemmatischen Scheide.

2) Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. Zool. Beiträge II. 1.

3) Cf. unten Seite 426, 427 die Anmerkung.

zu unterscheiden, wo die Zelle aufhört und die Hülle beginnt". — „In manchen Fällen haben die Fibrillen des Mitoms, gleich den peripher austretenden, überall im Zellleibe sehr feste Formen und keine Spur von körnigem Aussehen." Ich wusste mir damals, da ich die Fibrillen noch überall im Nervensystem als das Nervöse ansah, diese Wahrnehmung absolut nicht zu deuten. In ähnlicher Lage befand sich Nansen, von welchem fast gleichzeitig mit meiner eben citirten Abhandlung eine grosse histologische Arbeit[1]) über das Nervensystem erschien. Nansen gab ein Jahr später[2]) in deutscher Sprache einen Ueberblick über die von ihm gewonnenen Resultate und lässt sich bei dieser Gelegenheit über den in Rede stehenden Punkt folgendermaassen aus: „Bevor ich das Protoplasma der Ganglienzelle verlasse, will ich doch auf ein, wie ich glaube, sehr interessantes Verhältniss in ihrer Struktur aufmerksam machen. In den Ganglienzellen des Hummers habe ich nämlich ein Netzwerk von spongioplasmatischen Fasern gefunden, und diese Fasern haben sogar das Aussehen, als ob sie von den Neurogliascheiden ausgehen könnten, da sie mit diesen so innig verbunden sind, dass es ganz unmöglich ist zu sagen, wo die einen aufhören und die andern beginnen. Ein solches Netzwerk ist in den grossen Ganglienzellen sehr oft stark hervortretend, besonders treten hier oft sehr dicke und ins Auge fallende Fasern in den peripheren Partien des Protoplasmas auf. Wenn diese Fasern und dieses oft sehr complicirte Netzwerk wirklich ein Gebilde der Neurogliascheiden sein sollten, so haben wir also hier ein fremdes Gewebe oder Substanz, die in das Protoplasma der Ganglienzellen eingedrungen sein würde. Diese Annahme finde ich aber noch so gewagt, dass ich vorläufig dabei stehen bleibe, dass diese Fasern von dem Spongioplasma des Protoplasmas der Ganglienzellen gebildet sein können, und dass sie nur mit den Scheiden verwachsen sind; diese Verwachsung ist aber eine so innige, dass der Uebergang oft absolut nicht zu sehen ist."

Durch die Untersuchung des Nervensystems der Hirudineen

---

1) The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen 1887.

2) Die Nervenelemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anzeiger 1888.

überzeugte ich[1]) mich von der Haltlosigkeit meiner anfangs vertretenen Auffassung bezüglich der Natur der Fibrille und von der Richtigkeit der von Leydig ausgesprochenen Ansicht. Ich äusserte mich hierüber: „Aber nicht nur die Umhüllung giebt das Stützgewebe (Neuroglia) für die Ganglienzellen ab, sondern seine Fäserchen dringen auch in das Innere derselben ein, indem sie schief oder quer den Rand durchsetzen und unterschiedslos in ihre Fibrillen übergehen." — „Man kann mit demselben Rechte die die Randzone der Ganglienzellen durchziehenden Fasern als aus dem Stützgewebe eindringende Fäserchen wie als austretende Fibrillen der Ganglienzellen bezeichnen. Es findet hier eine solche Vermischung von Ganglienzellen und Stützgewebe statt, dass es unmöglich wird zu entscheiden, wo die Stützelemente aufhören und die Ganglienzellfibrillen anfangen." — „Dieser Uebergang des Stützgewebes in die Fibrillen der Ganglienzellen ist nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, dass, wie in den Nerven, Commissuren und Ganglien die Centralfäserchen[2]), so auch in den Ganglienzellen das Spongioplasma nicht das eigentlich Nervöse ist, sondern nur ein Stützgerüst darstellt."

Ganz ähnliche Verhältnisse fand ich[3]) bei den Nematoden wieder.

Einen ungleich ausgebildeteren und noch deutlicheren Zusammenhang, als ich ihn bei Chaetopoden und Hirudineen beschrieben habe, lernte ich zwischen Ganglienzellspongioplasma und Neuroglia bei höheren Thieren, besonders bei Gastropoden, vielen Crustaceen und gewissen Fischen kennen, bei welchen Strukturverhältnisse zu Tage kommen, die geeignet sind ein bedeutsames Licht auf das Wesen der so vielfach gedeuteten Neuroglia zu werfen.

Besonders instruktiv in der zu behandelnden Frage sind die **Gastropoden,** deren Ganglienzellen zum Theil ganz ungeheure Dimensionen erreichen. Hier besteht die Neuroglia, ähnlich wie bei Chaetopoden[4]) und Hirudineen, aus Fibrillen, welche sich sehr ver-

1) Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem der Hirudineen. Sitzungsberichte der Kgl. Preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1891. — Zool. Beitr. III, 1.

2) d. h. die Fibrillen.

3) Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr. III, 2.

4) Bei den niedersten Formen der Chaetopoden bleibt die Neuroglia auch beim erwachsenen Thiere entweder in der ganzen Länge

schieden unter einander verflechten, und aus eingestreuten Kernen, in deren Umgebung sehr oft noch der Leib der ursprünglichen Neurogliazelle durch besonders enges Gefüge der Fibrillen angedeutet wird. Die Ganglienzellen enthalten ein aus sehr dicht geflochtenen Fibrillen zusammengesetztes Spongioplasma und ein von diesem umschlossenes, auf Schnitten nur schwer zwischen den Fibrillen zur Beobachtung kommendes Hyaloplasma. Das Spongioplasma erscheint bei sehr vielen Ganglienzellen in doppelter Form, theils als grobfibrilläres, theils als feinfibrilläres. Letzteres bildet dann stets den Fortsatz, breitet sich häufig aber auch, besonders bei den grossen Zellen, vom Grunde des Fortsatzes ausgehend über die ganze Peripherie der Ganglienzelle aus. In diesem Falle kommen in letzterer zwei verschieden aussehende Zonen zur Unterscheidung, eine innere dunkle grobfibrilläre und eine äussere helle feinfibrilläre (Fig. 1). Oft erscheinen beide Zonen scharf von einander abgesetzt, in anderen Fällen sieht man sie an den Grenzen ganz allmählich in einander übergehen.

Der Zusammenhang der Neuroglia mit der Ganglienzelle ist ein äusserst mannichfacher. Er wechselt nicht nur nach den Gattungen, sondern auch bei den einzelnen Zellen einer Art. Die verschiedenen Modifikationen wird uns eine Schilderung der Ganglienzellen von Aplysia, Helix, Pleurobranchus, Tethys und Doris vor Augen führen.

Bei Aplysia gehören die grössten Zellen zum weitaus überwiegenden Theil dem eben beschriebenen Typus an, bei welchem das Spongioplasma in einen centralen grobfibrillären und in einen peripheren feinfibrillären Abschnitt zerfällt. In der Umgebung dieser Zellen tritt eine sehr enge Verflechtung der Neurogliafibrillen, welche in der Stärke genau den groben Fibrillen des centralen Spongioplasma gleichkommen, und meist eine starke Vermehrung der Kerne ein.

Von der die Ganglienzelle dicht umhüllenden Neuroglia

---

des Körpers oder nur an bestimmten Stellen mit der Subcuticula im direkten Zusammenhang und ist von mir (l. c.) deshalb als Subcuticularfasergewebe bezeichnet worden, bei den höher stehenden Chaetopoden sowie bei allen höheren Wirbellosen schnürt sich das Nervensystem im Laufe der Entwickelung vollständig von der Subcuticula ab (cf. Wawrzik, Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden. Zool. Beitr. III, 2).

strahlen nun allenthalben dünnere oder stärkere Partien radiär ins Innere der Zelle ein (Fig. 1). Sie heben sich in der hellen feinfibrillären Randzone scharf ab, geben in ihrem Verlaufe links und rechts Seitenzweige ab und gehen schliesslich ganz allmählich in das centrale gleichgrobfibrilläre Spongioplasma über. Diese bäumchenförmig sich verästelnden Neuroglia-Einwucherungen zeigen anfangs ein etwas helleres Aussehen als das centrale Zellprotoplasma, auch dann, wenn sie, was sehr häufig der Fall ist, mit den groben Fibrillen des letzteren im Gefüge vollständig übereinstimmen. Dieser Gegensatz wird durch das Hyaloplasma bedingt, welches, obgleich es sich verhältnissmässig nur schwach färbt, doch der centralen Ganglienzellpartie gegenüber der Neuroglia einen dunkleren Ton verleiht. Neben den Neurogliabäumchen und in gleicher Weise wie diese treten häufig vereinzelte Neurogliafibrillen in die Ganglienzelle ein und in das centrale Spongioplasma über. Stets gilt hier wie bei allen übrigen Gattungen die Regel, dass die Neuroglia sich nur mit dem grobfibrillären Spongioplasma verbindet. Mit den Bäumchen dringen auch die Neurogliakerne ins Innere der Ganglienzelle, oft tief hinein (Fig. 1).

Fehlt die oberflächliche feinfibrilläre Zone, dann setzt sich die Neuroglia in gleicher Weise, wie ich es für die Chaetopoden und Hirudineen angegeben habe, mit dem grobfibrillären Spongioplasma unmittelbar in Zusammenhang.

Ganz ähnlich wie bei Aplysia vollzieht sich der Connex von Neuroglia und Ganglienzelle bei Helix (Fig. 2). Die der Ganglienzelle direkt anliegende Neuroglia zeigt hier nicht ein engmaschiges Gefüge, sondern Züge mehr oder weniger parallel verlaufender Fibrillen. Solche Fibrillenpartien treten tief in die Ganglienzelle hinein und bekommen oft durch die Entsendung von Seitenästen wieder ein baumförmiges Aussehen. Diese Bäumchen finden sich aber nicht nur in den feinfibrillären Randpartien der Zelle, sondern auch an Stellen, welche nur aus grobfibrillärem Spongioplasma bestehen (Fig. 2). Häufiger als in Gestalt von Bäumchen dringt das Neurogliagewebe, namentlich an dem meist sehr breiten, feinfibrillären Fortsatzgrunde der Ganglienzelle, als Einzelfibrillen ein, welche sich nach innen zu immer enger verflechten, bis sie im Gefüge dem centralen grobfibrillären Spongioplasma vollständig gleichen und von die-

sem dann nicht mehr zu trennen sind. Wie bei Aplysia zeigen sich auch bei Helix in den Ganglienzellen, oft tief im Innern, Neurogliakerne (Fig. 2). Bisweilen unterscheiden sich die den Neurogliakern umhüllenden grobfibrillären Partien des Ganglienzellleibes in nichts von dem übrigen Zellprotoplasma, manchmal zeichnen sie sich vor letzterem nur durch etwas lockeres Gefüge des Spongioplasma und wenig helleren Ton aus, in vielen Fällen steht die kernhaltige „intracelluläre" Neurogliapartie in der eben geschilderten Weise durch radiär die helle Randzone durchsetzende Fibrillen mit der die Ganglienzelle umschliessenden „intercellulären" Neuroglia in deutlicher Communikation, in anderen Fällen ist sie aber mit letzterer ausser jeden Zusammenhanges, wovon ich mich sehr häufig an Schnittserien durch die Ganglienzellen überzeugt habe[1]). Wie dieses Verhältniss zu deuten ist, darauf will ich erst am Schlusse näher eingehen.

Die grösste Mannigfaltigkeit bezüglich der Verbindung von Neuroglia und Ganglienzelle zeigt Pleurobranchus. Sehr stark ist unter den Ganglienzellen der Typus vertreten, wie ich ihn eben für Helix beschrieben habe. Während aber bei Helix die Neurogliakerne enthaltenden Ganglienzellen verhältnissmässig nur spärlich sind und die Zahl der in einer Ganglienzelle auftretenden Neurogliakerne nur eine geringe, von mir nie über 10 hinaus beobachtete ist, kommt bei Pleurobranchus kaum eine Ganglienzelle ohne innere Neurogliakerne vor und sind die letzteren meist sehr zahlreich (Fig. 3). Auch bei dieser Gattung dokumentirt sich die Umgebung der intracellulären Neurogliakerne oft nach keiner Richtung hin mehr als ursprüngliche Neuroglia, häufig wird die Neuroglianatur dieser Zellpartie wieder nur noch durch weitmaschigeren Bau des Spongioplasma und durch helleres Aussehen angedeutet, viel zahlreicher als bei Helix sind die Fälle, in denen die kernhaltige, intracelluläre Neuroglia vollständig von der intercellulären abgeschlossen ist, meist stehen sie aber beide auch hier auf die für Helix angegebene Art in gegenseitigem Connex. Die intracellulären Neuroglia-Kerne und Fibrillen sind auch bei Pleurobranchus namentlich häufig am feinfibrillären Fortsatzgrunde (Fig. 3).

1) Viele Ganglienzellen der Gastropoden sind so gross, dass ich 50—60 mässige dünne Schnitte durch eine Ganglienzelle legen konnte.

Neben diesem im Wesentlichen die beschriebene Helix-Zelle wiederholenden Typus kommt noch ein zweiter vor. Ihn zeigen besonders die grösseren Ganglienzellen. Bei denselben (Fig. 4) tritt eine sehr starke Wucherung der die Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia ein, die Kerne derselben vermehren sich, während gleichzeitig ihre Fibrillen ein dem Spongioplasma der Ganglienzelle fast gleich enges Gefüge annehmen. Diese kernhaltigen enggeflochtenen Neurogliapartien, welche sich von dem grobfibrillären Spongioplasma der Ganglienzellen meist nur durch helleren Ton unterscheiden, dringen nun überall in das Innere der Ganglienzelle buchtförmig vor. Am Rande der hellen Buchten findet wieder ein so allmählicher Uebergang der Neuroglia in das grobfibrilläre Spongioplasma der Ganglienzelle statt, dass man dieselben nur als etwas aufgelockerte und des Hyaloplasma verlustig gegangene Theile der Ganglienzelle ansehen könnte, wenn nicht die allenthalben auftretenden kleinen Kerne ihre Neuroglianatur erkennen liessen. Die Buchten trifft man besonders am Grunde des Fortsatzes, oft sogar ausschliesslich hier, während der übrige Theil der Ganglienzelle durchaus glattrandig ist. Der Fortsatzgrund erscheint dann vollständig zerklüftet und der Fortsatz selbst entspringt mit vielen Wurzeln aus der Zelle (Fig. 4). Die Ganglienzellen erinnern ungemein an die von Fritsch[1]) eingehend beschriebene elektrische Malapterurus-Zelle und geben eine Erklärung für die bisher einzig dastehende Ursprungsweise des Fortsatzes derselben, worauf ich später ausführlicher zurückkommen werde.

Ganz ähnliche Verhältnisse kehren bei den Ganglienzellen von Tethys wieder. Auch hier tritt häufig, namentlich wieder an der Abgangsstelle des Fortsatzes, die wuchernde von Kernen durchsetzte enggeflochtene Neuroglia buchtartig tief in die Ganglienzelle hinein und ganz allmählich in das grobfibrilläre Spongioplasma derselben über. Neben solchen Buchten kommen, meist bei derselben Zelle, vereinzelte von Kernen begleitete Neurogliafibrillen vor, welche das feinfibrilläre Spongioplasma durchsetzen und zum centralen ziehen, genau wie wir es bei Helix und dem ersten Typus von Pleurobranchus kennen gelernt haben. In Uebereinstimmung mit diesen Gattungen finden sich Neurogliakerne oft an Stellen, welche weder durch lockeres Gefüge noch

1) Die elektrischen Fische. I. Malopterurus electricus. Leipz. 1887.

durch helleres Aussehen gegen das übrige Zellprotoplasma abstechen.

Die Ganglienzellen von Tethys sind durch eine Scheide von homogenem Aussehen ausgezeichnet, welche in kurzer Entfernung von dem äusseren Rande der Zelle durch Verlöthung von Neurogliafibrillen entsteht. Der Raum zwischen Ganglienzelle und Scheide wird stets durch engmaschige kernreiche Neuroglia ausgefüllt. Ganz ähnliche Scheidenbildungen zeigen sehr häufig, wenn auch nicht mit der Regelmässigkeit wie bei Tethys, die Ganglienzellen von Pleurobranchus. Die beschriebenen starken Neurogliawucherungen treten stets zwischen Scheide und Ganglienzelle auf (Fig. 3, 4).

Bei Doris treffen wir abermals zweierlei Modificationen des Zusammenhanges von Neuroglia und Ganglienzelle, welche durch das Fehlen oder Vorhandensein eines feinfibrillären Randsaumes bedingt werden; die kleineren Ganglienzellen entbehren desselben, die grossen haben ihn sehr ausgebildet. Auch bei jenen (Fig. 5) kommen zwar zwei Zonen zur Unterscheidung, eine helle äussere und eine dunkle innere, beide zeigen aber die Fibrillen in gleicher Stärke, das helle Aussehen der Randpartien wird lediglich hervorgerufen durch lockeres Gefüge und durch den Mangel des Hyaloplasma. Beide Zonen gehen an den Grenzen ganz allmählich in einander über, so dass man wieder auf den ersten Blick den hellen peripheren Zellabschnitt für nur aufgelockertes Spongioplasma halten könnte. Dem widerspricht aber vor allem das Vorkommen von Neurogliakernen in der hellen Zone und zweitens das Aussehen der letzteren, insofern sie vollständig mit der intercellulären Neuroglia, namentlich mit den um die Kerne gelegenen Theilen derselben, übereinstimmt. Wir haben es also in der Randpartie nur mit einer Neurogliabildung zu thun. Aussen verflechten sich die Fibrillen der hellen Randzone häufig wieder zu einer Art Scheide, welche aber nur selten die Ganglienzelle in ihrer ganzen Peripherie umhüllt, sondern meist kleinere oder grössere Lücken aufweist, durch welche die Fibrillen der Randzone mit denjenigen der intercellulären Neuroglia in Zusammenhang treten (Fig. 5). In letztere gehen auch von der Aussenseite der erwähnten Scheide allenthalben Fibrillen ab. Der Connex der intracellulären und der intercellulären Neuroglia ist also ein doppelter, theils ein indirekter durch Vermittelung der Scheide,

theils ein direkter durch die überall in der letzteren vorhandenen Lücken. Genau dasselbe Verhältniss von Ganglienzelle und Neuroglia werden wir bei einem Wirbelthiere, bei Lophius piscatorius, wiederfinden.

Ganz anders sind die grossen Ganglienzellen mit wandständigem feinfibrillären Spongioplasma bei Doris gebaut. Während bei den kleinen Zellen die intercelluläre Neuroglia verhältnissmässig nur wenig Kerne enthält und ein ziemlich weites Gefüge hat, das sich auch in der Nähe der Ganglienzellen, abgesehen von den streckenweise auftretenden Scheidenbildungen, nicht ändert, sammeln sich in der Umgebung der grossen Zellen (Fig. 6), wie wir es schon öfter gesehen haben, massenhaft die Neurogliakerne an, während gleichzeitig die Neurogliafibrillen ein sehr enges Gefüge, namentlich um die Kerne herum, annehmen. Von dieser die Ganglienzelle dicht umschliessenden kernreichen Neuroglia treten an vielen Stellen mächtige von Kernen begleitete Züge in die Zelle ein und durch die feinfibrilläre Randzone hindurch in das centrale grobfibrilläre Spongioplasma über; an anderen Punkten sind es kleine Neurogliapartien, welche in die Zelle ziehen und sich oft schon, bevor sie die innere Grenze der feinfibrillären Zone erreicht haben, in die einzelnen Fibrillen auflösen, welche dann gesondert dem centralen grobfibrillären Spongioplasma zustreben; oft dringt die Neuroglia gleich am Rande der Zelle in der Gestalt solcher Einzelfibrillen in der für Helix geschilderten Weise ein (Fig. 6). Der Zusammentritt der Neuroglia mit dem centralen grobfibrillären Spongioplasma vollzieht sich meist in der ganzen Peripherie der Zelle, auf Schnitten sieht man die feinfibrilläre Randzone allenthalben von grösseren oder kleineren, theils kernhaltigen, theils kernlosen, Neuroglia-Packeten oder Einzelfibrillen durchsetzt. Im Gegensatz zu dem zweiten Typus von Pleurobranchus sehen aber diese grossen Zellen von Doris durch die eintretenden Neurogliapartien an den Rändern meist nicht ausgebuchtet aus, sondern die Conturen der Ganglienzelle sind vollständig glatt und die eingedrungenen Neurogliastücke erscheinen, ähnlich wie bei Aplysia und Helix die Bäumchen, durchaus als integrirende Bestandtheile der Zelle.

Bei den **Crustaceen,** von denen ich besonders die Gattungen Astacus, Homarus, Palinurus, Scyllarus, Penaeus, Palaemon, Squilla untersuchte, hat die Neuroglia eine ganz ähnliche Struktur wie

bei den Gastropoden. Ihre Fibrillen zeigen auch hier (Fig. 7 a u. b) ein wechselndes Gefüge, sehr eng wird dasselbe meist wieder in der Umgebung der Ganglienzellen besonders in der Nähe der Kerne. Die Ganglienzellen der Crustaceen besitzen im Gegensatz zu denen der Mollusken in der Regel lediglich grobfibrilläres Spongioplasma; zwar geht auch hier dieses im Fortsatz stets in feinfibrillăreres über, in der Regel aber erst in weiter Entfernung vom Ganglienzellkörper. Dennoch ist der Fortsatz, welcher oft mit breiter Basis tief im Innern der Ganglienzellen entspringt, meist schon von Anfang an durch helleres Aussehen gegenüber dem Zellkörper gekennzeichnet. Die Fibrillen der der Ganglienzelle dicht anliegenden Neuroglia, welche in der Stärke wieder genau denen des Ganglienzellspongioplasma gleichkommen, gehen in letzteres in der ganzen Peripherie der Zelle in ebenderselben Weise wie bei Chaetopoden und Hirudineen ganz allmählich über, so dass es häufig kaum möglich wird, die äussere Grenze der Ganglienzelle anzugeben (Fig. 7 a). Der Ganglienzellleib unterscheidet sich wieder nur durch einen etwas dunkleren, durch das Hyaloplasma hervorgerufenen, auf Schnitten oft aber kaum bemerkbaren Farbenton von dem einschliessenden Neurogliagewebe. Bei Palinurus (Fig. 7 a) dringen bisweilen von Neurogliafibrillen umgebene Kerne in die Ganglienzelle ein, es entstehen dadurch ähnliche Buchten, wie sie bei dem zweiten Typus von Pleurobranchus und bei Tethys vorkommen, wenn auch nie in der Ausdehnung wie hier. Namentlich häufig traf ich bei Penaeus Neurogliakerne innerhalb der Ganglienzelle, nicht selten tief im Innern, manchmal wieder an Stellen, die keine Veränderung des Zellleibes, weder was das Gefüge des Spongioplasma noch den Farbenton anbetraf, erkennen liessen. Bei den übrigen Gattungen beschränkte sich der Connex von Neuroglia und Ganglienzelle auf die Peripherie der letzteren, inneren Neurogliakernen begegnete ich hier nicht. Wir vermissen also bei den Crustaceen die Mannigfaltigkeit, welche uns die Ganglienzellen der Gastropoden gezeigt haben. Im normalen Zustande (Fig. 7 a) liegt die Neuroglia, wie bemerkt, dem Zellkörper dicht an. Bei der Conservirung heben sich aber beide leicht von einander ab (Fig. 7 b). In dem freien Raume erhalten sich dann häufig bald dünnere, bald dickere Verbindungsfäden, von denen es in der Regel schwer zu entscheiden ist, ob sie der Neuroglia oder dem Spongioplasma

angehören (cf. oben die Angaben von Leydig und Nansen). Bisweilen kommt es zu ähnlichen Scheidenbildungen, wie ich sie für die Gastropoden angegeben habe.

Bei **Wirbelthieren** sind besonders die von Fritsch[1]) beschriebenen grossen Ganglienzellen am dorsalen Theil der Medulla oblongata von Lophius piscatorius und die durch Bilharz[2]) und Fritsch[3]) bekannt gewordenen elektrischen Riesenganglienzellen von Malopterurus electricus für unser Thema interessant. Bei der Lophius-Zelle[4]) wuchert die Neuroglia, welche auch hier aus meist eng verflochtenen Fibrillen von der Stärke derjenigen des Ganglienzellspongioplasma und aus eingestreuten Kernen besteht (Fig. 8a—8c), meist allenthalben ins Innere der Ganglienzelle hinein und breitet sich peripher weit aus, es entstehen dadurch wieder mehr oder weniger breite Buchten, welche durch dünnere oder dickere Züge des Zellprotoplasma von einander getrennt werden (Fig. 8a u. b). Diese Protoplasmascheidewände reduziren sich oft auf ein Minimum, so dass dann fast die ganze Randzone der Ganglienzelle von Neuroglia gebildet wird und sich durch helleres Aussehen gegen das innere Zellprotoplasma abhebt. Die Zellen werden infolge dessen den Zellen des ersten Typus von Doris sehr ähnlich. Nach aussen von der hellen Neurogliarandzone erhält sich meist noch ein schmaler Randsaum des Zellprotoplasma. In diesem verdichtet sich oft das Spongioplasma unter gleichzeitigem Verluste des Hyaloplasma derartig, dass aus dem Randsaume eine fast homogen aussehende Scheide entsteht. Dadurch wird die Uebereinstimmung mit den eben erwähnten Zellen von Doris noch grösser, zumal auch bei Lophius der Randsaum resp. die Scheide sich nur selten continuirlich über den ganzen Umkreis der Zelle ausdehnt, sondern allenthalben Lücken zeigt, an denen die intracelluläre Neu-

---

1) Ueber einige bemerkenswerthe Elemente des Centralnervensystems von Lophius pisc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.

2) Das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857.

3) Die elektrischen Fische. I. Malopterurus electr. Leipzig 1887.

4) Fritsch nennt auch die Lophius-Zellen Riesenganglienzellen. Mit Bezug auf die übrigen Ganglienzellen des Thieres verdienen sie wohl diesen Ausdruck, gegenüber den Ganglienzellen vieler Wirbellosen, besonders der Gastropoden und unter den Hirudineen von Pontobdella, kann man sie kaum als mittelgross bezeichnen.

roglia direkt mit der intercellulären zusammentritt (Fig. 8a). Gleich der letzteren enthält auch die erstere eine grosse Anzahl verhältnissmässig sehr kleiner, in der Grösse sehr schwankender Kerne. An den inneren Flächen der Buchten findet wie bei den Wirbellosen der allmähliche Uebergang der intracellulären Neuroglia in das Spongioplasma der Ganglienzelle statt. Die Blut- und Lymphgefässe, welche die intercelluläre Neuroglia durchsetzen, dringen oft auch, namentlich am Grunde des Fortsatzes, in die intracelluläre ein (Fig. 8c). Die intracellulären Gefässe sind bereits von Fritsch gesehen worden, die Haupteigenthümlichkeit dieser Lophius-Zellen, d. h. die intracelluläre Neuroglia hat er nicht erkannt. Uebrigens enthalten nicht alle Zellen Gefässe, sondern nur der kleinere Theil, besonders die grössten. Dagegen fehlen Zellen ohne intracelluläre Neuroglia so gut wie ganz, bei einigen wenigen treten allerdings nur Spuren derselben auf[1]).

Ueber die elektrischen Riesenganglienzellen von Malopterurus lässt sich Fritsch folgendermassen aus: „Der Zellleib rundet sich gegen die Nachbarschaft nirgends mit einem geschlossenen Umriss ab, sondern verlängert sich allseitig in mächtige Protoplasmafortsätze. Das Verhalten dieser Fortsätze ist höchst merkwürdig und verspricht weitere Aufschlüsse über die Entstehungsweise gewisser Nerven darzubieten. Es gewährt dem Beschauer einen überraschenden Anblick, zu sehen, wie die alsbald verzweigten Protoplasmafortsätze sich in ganz bestimmter Weise krümmen, um etwa im Abstand des mittleren Durchmessers der Zelle um dieselbe ein lockeres Geflecht zu bilden, welches sich aber nach einer Seite, der abwärts gewendeten, dichter schliesst als im übrigen Umfang. Hier bildet sich in dem bezeichneten Abstand von dem Zellleib durch Verschmelzung der benachbarten Fortsätze eine Art von durchlöcherter Platte, die ich die Fuss-

1) Fritsch nennt das die Ganglienzellen umschliessende kernhaltige Fibrillenwerk nicht Neuroglia, sondern ein schwammiges Gewebe von bindegewebigem Charakter. Nicht nur, dass ich dieses Zellgewebe sehr häufig sich direkt in Neuroglia nach unten zu fortsetzen sah, wird auch jeder Zweifel an der Neuroglianatur desselben gelöst durch das allerdings nur vereinzelte Vorkommen von vollständig gleichgebauten und gleichgrossen Ganglienzellen um den Centralkanal herum, ja ventralwärts von demselben, bei denen das umgebende Gewebe sich ohne weiteres als Neuroglia erkennen lässt.

platte des elektrischen Nerven nenne; denn von ihr entspringt mit breiter Basis der Axencylinder dieses Nerven." Ich habe niemals die Malopterurus-Zelle zu Gesicht bekommen. Nach der Beschreibung von Fritsch, namentlich aber nach seiner Zeichnung, haben wir es jedoch zweifelsohne in den von „Protoplasmafortsätzen" begrenzten Räumen mit denselben Bildungen zu thun, wie sie die Neuroglia-Buchten der Ganglienzellen von Lophius, Pleurobranchus und Tethys darstellen, zumal da Fritsch einerseits von ihnen bemerkt: „Natürlich ist hier in Wirklichkeit ein eigentlicher Hohlraum nicht vorhanden, sondern die Maschen zwischen den Fortsätzen sind ausgefüllt durch lockeres Gewebe, in welchem Blutkapillaren den vorwiegenden Bestandtheil bilden", und andrerseits er auch von Lophius angibt, dass hier ganz ähnlich wie bei Malopterurus der Fortsatz am Grunde meist durchlöchert ist, indem er sagt: „Der von der Platte abgehende breite Stumpf dieses Fortsatzes ist gewöhnlich mehrfach durchlöchert, und somit stellt die Bildung den Uebergang dar zu der Ursprungsweise des Axencylinders an der Malopteruruszelle, wo er von einer durchlöcherten Platte entspringt, die in einem gewissen Abstand vom Zellkörper durch die Verschmelzung eines korbartigen Geflechtes von Protoplasmafortsätzen gebildet wird." Wie schon bemerkt, zeigen unter den Wirbellosen besonders die Zellen des zweiten Typus von Pleurobranchus (Fig. 4) eine frappante Uebereinstimmung mit der Malopterurus-Zelle, auch bei ihnen entspringt der Fortsatz von einer durchlöcherten Platte, oder anders ausgedrückt, er geht aus der endgültigen Verschmelzung der die Neuroglia-Buchten begrenzenden Protoplasmazüge hervor. Wir dürfen also wohl annehmen, dass das die „Maschen" erfüllende Gewebe bei den elektrischen Riesenganglienzellen von Malopterurus auch der Neuroglia angehört und an den Rändern allmählich in das Zellspongioplasma übergeht. Die intracelluläre Neuroglia erreicht demnach bei der Malopterurus-Zelle ihre höchste Ausbildung.

Ich habe von Wirbelthieren ferner noch die Rochen auf die in Rede stehende Frage hin eingehender untersucht. Hier sind besonders die grossen Zellen des Lobus electricus von Torpedo sehr geeignete Objekte. Die Neuroglia zeigt bei Torpedo marmorata und T. ocellata bezüglich ihrer Struktur und ihres Verhältnisses zur Ganglienzelle die grösste Aehnlichkeit mit der-

jenigen der Crustaceen. Ihre Fibrillen stimmen wieder genau in der Stärke mit den Fibrillen des Zellspongioplasma überein und nehmen in der Umgebung der Ganglienzelle oft ein dem Spongioplasma der letzteren sehr ähnliches Gefüge an. Der Uebergang vollzieht sich in derselben Weise, wie ich es oben für die Crustaceen angegeben habe. Nicht selten erblickte ich Neurogliakerne in den äusseren Randpartieen der Ganglienzelle, bisweilen rings umschlossen von typischem Ganglienzellprotoplasma, wie wir sie bei Helix und so häufig bei Pleurobranchus (1. Typus) getroffen haben. Während die Protoplasmafortsätze meist ausschliesslich aus demselben grobfibrillären Spongioplasma bestehen, welches den Ganglienzellleib zusammensetzt, enthält der Axencylinderfortsatz gleich dem Gastropoden-Zellfortsatz nur feinfibrilläres Spongioplasma und hebt sich durch helles Aussehen gegen den Zellkörper ab.

Da nach Leydig (cf. den Anfang) auch bei den Säugethieren das Spongioplasma der Ganglienzelle in continuirlichem Connex mit dem einhüllenden Gewebe steht, so ist dieses Verhältniss von Ganglienzelle und Neuroglia ein offenbar durch das ganze Thierreich verbreitetes.

Es entsteht die Frage: „Wie sind die geschilderten eigenthümlichen Strukturverhältnisse zu deuten? Zunächst könnte man an einen pathologischen Process denken. Gegen eine solche Annahme spricht in erster Linie der Umstand, dass der für die einzelne Art geschilderte Bau bei sämmtlichen untersuchten Exemplaren wiederkehrte[1]); unverständlich wäre es ferner, warum z. B. bei Lophius und Malopterurus stets gerade nur die beschriebenen Ganglienzellen und nicht alle übrigen so tiefgehende pathologische Veränderungen zeigten; schliesslich würden sich manche der mitgetheilten Beobachtungen, so besonders die tief im Innern der Ganglienzellen liegenden, rings von Zellprotoplasma umschlossenen Neuroglia-Kerne (nicht Zellen!) sowie der unterschiedslose Uebergang der in die Ganglienzelle eingedrungenen Neuroglia-Fibrillen (resp. Bäumchen etc.) in das Spongioplasma der Zelle auf pathologischem Wege wohl kaum deuten lassen. Wir haben es also offenbar mit normalen Vorgängen zu thun. Ich glaube, dass

1) Ich habe die Ganglien stets nur frisch eingefangenen lebenden Thieren entnommen.

uns das Verständniss für dieselben durch die Beobachtungen Götte's[1]) über die Entstehung der Zellen der Spinalganglien der Unke eröffnet werden wird. Götte sagt: „Ich will zuerst die histologischen Veränderungen des Spinalganglions betrachten, welche in gleicher Weise bei allen übrigen Ganglien vorkommen. Man kann sagen, dass sie anfangs mit der Entwickelung der grauen Rückenmarkssubstanz übereinstimmen: während die Dottersubstanz vermittelst der Umbildungskugeln in reifes Protoplasma verwandelt wird, verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer Grundsubstsnz, in welcher um die Mehrzahl der Kerne ein neuer Zellleib sich absondert, ein Teil derselben aber frei eingelagert bleibt. Die neuen Zellleiber sind oft etwas dunkler als die Grundsubstanz und ihre Masse erscheint in der Richtung des Nervenstammes an einer Seite des Kernes angehäuft und bisweilen annähernd kegelförmig ausgezogen, während die übrige Peripherie des Kerns von einer dünneren Schicht umgeben ist. Ausserdem habe ich an den Spinalganglien deutlich gesehen, dass die neuen Zellleiber früher protoplasmatisch umgewandelt waren als die Grundsubstanz, welche neben den Umbildungskugeln noch Dotterplättchen enthielt; und da sie, je jünger das Ganglion ist, gegen die Grundsubstanz um so mehr zurücktreten, oft kaum andeutungsweise vorhanden sind, während dieses Verhältniss später sich gerade umkehrt, so möchte ich annehmen, dass diese neu angelegten Zellen nicht gleich eine fixe Grenze besitzen, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz fortwährend neues Protoplasma sich ihnen anfügt. Die Kerne dieser neuen Zellen bleiben kugelig und erscheinen sehr bald grösser als die länglichen freien Kerne der Grundsubstanz; meist sind sie mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehen. Sind einmal die Umbildungskugeln verschwunden, so entwickeln sich in derselben Fasern, welche continuirlich in diejenigen des austretenden Nerven übergehen; der Rest der Grundsubstanz verwandelt sich dann in eine bindegewebsartige Zwischensubstanz.“ Nach Götte stellt also die Neuroglia das Bildungsgewebe der Ganglienzellen vor. In diesem Sinne lassen sich auch unsere Beobachtungen deuten, d. h. als Erscheinungen einer eigenthümlichen Art von Regeneration, durch welche die Ganglienzelle im ausgebildeten Thiere

1) Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

ununterbrochen ihr Protoplasma auf Kosten der Neuroglia erneut und zwar der Art, dass sie zuerst ihr Spongioplasma aus den Neuroglia-Fibrillen und sekundär zwischen denselben das Hyaloplasma neu erzeugt. Die sehr verschiedenen Strukturverhältnisse, die oft bei den Ganglienzellen einer Art auftreten, hätten wir dann als verschiedene Phasen dieser Regeneration zu deuten. Da ferner das Spongioplasma der Ganglienzelle bei allen Thierklassen, wenn nicht im Innern, so doch stets an der Peripherie der Zelle im direkten Uebergang in die Neuroglia sich befindet, wie dargelegt worden ist, so wäre zu schliessen, dass sämmtliche Ganglienzellen während ihres Lebens ihr Spongioplasma (resp. Hyaloplasma) von der Neuroglia aus erneuerten. Die tiefen Neuroglia-Buchten, wie wir sie bei Pleurobranchus (2. Typus), Tethys, Lophius und Malopterurus getroffen haben, deuteten dann, da durch dieselben die regenerirende Oberfläche der Ganglienzelle bedeutend vergrössert wird, auf einen besonders lebhaften Stoffwechsel und erhöhte Thätigkeit der Zelle hin. Im vollsten Einklang hiermit stände es, dass die Buchten den Höhepunkt ihrer Ausbildung bei den beiden Malopteruruszellen erreichen, welche allein das elektrische Organ versorgen, während bei den übrigen mit electrischen Organen versehenen Thieren (Torpedo, Gymnotus) die Zahl der elektrischen Zellen eine sehr grosse ist. Durch Regeneration würden auch die innerhalb der Ganglienzelle auftretenden allseitig von Zellsubstanz umgebenen Neuroglia-Kerne resp. Neuroglia-Fibrillenpartien ihre Erklärung finden: es tritt eine allmähliche Ablösung der intracellulären Neuroglia von der intercellulären und schliesslich ein derartiges Aufgehen der ersteren in Gangliensubstanz ein, dass nur noch die Kerne den Neurogliaursprung des betreffenden Zellabschnittes andeuten[1]).

1) In gleicher Weise, wie Götte die Ganglienzellen der Unke wachsen lässt, vergrössern sich nach Eisig (Fauna und Flora von Neapel XVI) die Eier des Capitelliden. Eisig schreibt: „Wir haben gesehen, wie bei den Capitelliden die Eibildung derart von Statten geht, dass sich die Kerne einzelner Zellterritorien des Genitalplatten-Syncytiums bedeutend vergrössern (zu Keimbläschen umbilden), und dass die zugehörigen Zellterritorien so lange, bis die Bildung einer Dotterhaut erfolgt, durch unmittelbare Einverleibung angrenzender, steril gebliebener Syncytiumpartien wachsen. Dieser (temporäre) Wachsthumsmodus wurde aus der Thatsache erschlossen, dass junge Eier kurz oder kurz nach der Dotterhautentstehung innerhalb ihrer

Ich gedenke noch einer zweiten auf die Histogenese der Ganglienzellen bezüglichen Arbeit, welche mit meinen vergleichend histologischen Beobachtungen vereinbare Angaben enthält. Es ist Dohrn's 17. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers[1]). Nach Dohrn kommt bei den Spinalganglien der Haifische an den Ganglienzellen im Laufe der Entwickelung eine Rindenschicht zur Sonderung, welche ein etwas anderes Aussehen als der Ganglienzellleib zeigt, Kerne enthält und nach aussen eine Membran absondert. Dohrn betrachtet die Rindenschicht als ein Verschmelzungsprodukt von Nervenzellen, d. h. von Zellen, welche gleichzeitig mit den Ganglienzellen entstehen und die Nervenfasern aus sich hervorgehen lassen. Er schliesst: „Erst wenn die Rindenschicht hergestellt ist, entsteht die Membran der Kapsel, welcher die meisten Kerne der Rindenschicht eingefügt sind. Die Kapselmembran muss also ein Produkt der Rindenschicht sein. Wäre die Rindenschicht aber eine weitere Differenzirung des Plasmas der Ganglienzelle selbst, so müsste auch die Kapselmembran ein Produkt der Ganglienzelle sein — woher kämen aber dann die Kerne, die man doch mit grösster Sicherheit sich der Ganglienzelle auflagern sieht, ehe eine Rindenschicht da ist? Die Provenienz der Kapselkerne und Kapselmembran aus Mesodermzellen ist ausgeschlossen, so bleibt also kaum etwas Anderes übrig als die Annahme, dass die Rindenschicht der Ganglienzelle ein angelagertes Produkt der Kapselzellen selber sei.“ Nach meinen Beobachtungen an Torpedo haben wir es in der Rindenschicht Dohrn's mit einer Neurogliabildung in dem in dieser Arbeit ausgeführten Sinne zu thun. Die Dohrn'schen Ganglienzellen finden ihr vollständiges Seitenstück in den auch mit Scheide versehenen Ganglienzellen von Tethys und Pleurobranchus, bei denen ebenfalls zwischen Scheide und Zellkörper kernhaltige Neuroglia auftritt. Bei den Ganglienzellen von Torpedo kommt

---

bereits wohl individualisirten Zellsubstanz noch mehr oder weniger deutliche Kerne erkennen liessen, welche durchaus mit denjenigen des angrenzenden Syncytiums übereinstimmten.“ Also auch ganz ähnliche Verhältnisse, wie ich sie beschrieben habe, insofern die Eier der Capitelliden gleich vielen Ganglienzellen zweierlei ganz verschiedene Kerne enthalten, einen grossen centralen und viele kleine peripher gelegene, welch letztere Eisig in demselben Sinne deutet wie ich.

1) Mittheil. aus der zool. Station zu Neapel X, 2. 1891.

es nur selten und dann stets nur auf kurze Strecken zu ähnlichen von der Neuroglia ausgehenden Scheidebildungen. Dass Dohrn's Nervenzellen keine scharf von einander abgesonderten Elemente darstellen, betont Dohrn selbst, indem er an verschiedenen Stellen bemerkt, dass ihre Complexe eher als kernhaltige Protoplasmamassen erscheinen. Dohrn's später[1]) laut gewordene Zweifel an der ektodermalen Abstammung seiner Nervenzellen sind für die Elemente der Rindenschicht zweifelsohne unbegründet.

Sind uns so die beschriebenen Strukturverhältnisse einerseits ein Fingerzeig für die Beurtheilung des histologischen Werthes der Neuroglia geworden, so lassen sie andrerseits die Zellnatur der Ganglienzellen sehr zweifelhaft erscheinen. Die letzteren können kaum mehr morphologisch, sondern höchstens noch physiologisch als Einheiten angesehen werden. Bereits Bütschli[2]) bemerkt, bezugnehmend auf die oben citirten Angaben Nansen's, dass die Ganglienzellen, falls die Nansen'schen Beobachtungen sich bewahrheiteten, aus der Reihe der typischen Zellen zu streichen wären. Die Götte'schen Beobachtungen sind auch in dieser Richtung werthvoll, insofern nach ihnen bei der Unke die Ganglienzellen nicht aus je einer embryonalen Zelle, sondern als Differenzirungen einer einheitlichen Grundsubstanz in der Umgebung bestimmter Kerne entstehen[3]).

---

1) Die Schwann'schen Kerne der Selachierembryonen. Anat. Anzeiger 1892. No. 12. 21. Mai.

2) Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma 1892.

3) Es sei mir bei dieser Gelegenheit gestattet daran zu erinnern, dass ich vor kurzem (Muskel und Nerv I, III, Zool. Beitr. III 2, 3; ferner Sitzber. d. Kgl. Preuss. Akad. 1892 a) Muskel und Nerv bei Nematoden, b) Giebt es Holomyarier?) ganz ähnliche Beobachtungen, wie sie uns die Ganglienzellen gezeigt haben, über die Muskelzellen der Nematoden veröffentlicht habe. Bei diesen steht das Spongioplasma ebenfalls im ausgedehntesten Zusammenhang mit der fibrillären, eine einheitliche kernhaltige Protoplasmamasse darstellenden Subcuticula. Ich habe diesen Punkt vergleichend histologisch weiter verfolgt und die Ueberzeugung gewonnen, dass auch ein grosser Theil der Muskelzellen nur als physiologische Einheiten zu betrachten sind, worüber ich noch ausführlicher berichten werde.

Erklärung der Tafel XXVI.

A. Buchstabenerklärung.

blg, blg′ = Blutgefäss.
f = Fortsatz der Ganglienzelle.
k = Kern der Ganglienzelle.
ngl = Neuroglia.
nglk = Kern der Neuroglia.
sch = Scheide.

B. Figurenerklärung.

Sämmtliche Figuren stellen Schnitte durch Ganglienzellen dar.

Fig. 1. Aplysia, Ursprung des Fortsatzes.
Fig. 2. Helix, Ursprung des Fortsatzes.
Fig. 3. Pleurobranchus, 1. Typus.
Fig. 4. Pleurobranchus, 2. Typus. Ursprung des Fortsatzes.
Fig. 5. Doris, 1. Typus.
Fig. 6. Doris, 2. Typus. Ursprung des Fortsatzes.
Fig. 7a, 7b. Palinurus, Randparthie zweier verschiedener Ganglienzellen.
Fig. 8a—c. Lophius, Randparthieen von Ganglienzellen.

Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tänien.

Von

Dr. **v. Linstow** in Göttingen.

Hierzu Tafel XXVII und XXVIII.

Taenia ursina n. sp.

Fig. 1—11.

Die Gelegenheit zur Untersuchung der hier beschriebenen Tänie verdanke ich der Güte des Herrn Prof. Dr. H. Krabbe in Kopenhagen, welcher die Freundlichkeit hatte, mir gelegent-

lich des im Sommer dieses Jahres in Göttingen abgehaltenen Zoologen-Congresses die betreffenden Präparate zu übermitteln, wofür ich hiermit nochmals bestens danke.

Im zoologischen Garten in Kopenhagen war in einem jungen aus Russland stammenden Ursus arctos eine grosse Tänie gefunden, deren Gesammtlänge 671 mm betrug; ganz vorn war sie 1,5 mm breit und begann die Proglottidenbildung schon unmittelbar hinter dem Scolex; in der Mitte der Kette waren die Glieder 2,5 mm lang und 10 mm breit, weiter nach hinten aber wurden sie immer länger und schmaler, sich der quadratischen Form nähernd, und die hintersten hatten eine Länge von 6,3 mm bei einer Breite von 5,2 mm. Der Hinterrand der Proglottiden umfasst mit einem platten Saum den Vorderrand der auf sie folgenden.

Diese Tänie ist die erste und einzigste, welche jemals in Ursus arctos gefunden ist, und lässt die Art sich mit keiner bis jetzt bekannten vereinigen.

Der Scolex (Fig. 1) ist 1,106 mm breit, die vier Saugnäpfe sind halbkugelförmig ausgehöhlt, das Lumen hat einen Durchmesser von 0,25 mm, während der ganze Saugnapf 0,44 mm breit ist; die Auskleidung oder Wandung der Höhlung ist schwarz pigmentirt, wie sich auch schwarze Pigmentkörnchen im Parenchym zwischen den Saugnäpfen finden.

Das Rostellum ist wenig vorgewölbt, augenscheinlich nicht zurückziehbar, 0,48 mm breit und trägt einen doppelten Kranz von je 13 Haken, welche einen merkwürdigen Anblick gewähren, da die Taschen, in welchen ihre Wurzel- und Hebeläste stecken, kohlschwarz pigmentirt sind, der gekrümmte Hakenast sieht frei hervor. Die grossen Haken sind 0,169, die kleinen 0,130 mm lang; die Form der Haken (Fig. 2) ist plump, der Wurzelast im seitlichen Bilde breit, zu jeder Seite des Hebelastes steht ein starker Seitenfortsatz.

Dicht hinter dem Scolex findet man vier annähernd gleich grosse Längsgefässe; verfolgt man sie nach vorn, so sieht man, dass jedes einen Ast nach innen abgiebt (Fig. 1), welcher zu dem entsprechenden Saugnapf tritt, der Hauptstamm umgeht den ihm zunächst liegenden Saugnapf und verläuft bis zum Hinterrande des Rostellum, wo alle vier Stämme in ein das letztere umkreisendes Ringgefäss übergehen.

Dicht hinter dem Scolex verschmälern sich die Gefässe der

einen Seite, welche als Bauchseite bezeichnet werden soll; sie sind dickwandig und an ihrer Aussenseite mit einer Lage Längsmuskeln umgeben (Fig. 3, kg), vermuthlich weil sie wegen der Dicke ihrer Wandungen sonst den Verkürzungen des Proglottidenkörpers nicht folgen könnten; ihr Verlauf ist ein kurzer, und bald verschwinden sie ganz.

Die grösseren Gefässe, die dicht hinter dem Scolex der Rückenfläche genähert liegen (Fig. 3gg), rücken bald in die Transversalebene und werden dicht vor dem Caudalrande jeder Proglottide durch eine Queranastomose verbunden; in den geschlechtsreifen Gliedern (Fig. 4, 5, 6gg) beträgt ihr dorsoventraler Durchmesser durchschnittlich 0,387, ihr transversaler 0,238 mm. Der Hauptlängsnerv verläuft immer dicht ausserhalb des Hauptlängsgefässes (Fig. 3—6n), in den hinteren Proglottiden hat er im Querschnitt einen dorsoventralen Durchmesser von 0,132 und einen transversalen von 0,070 mm; in der Gegend der Ausmündungen der Geschlechtsorgane, welche in der Transversalebene liegen, welche Gefäss und Nerv sonst einnehmen, verläuft ersteres an der Rücken-, letzterer an der Bauchseite von ihnen (Fig. 5).

Die Cuticula ist verhältnissmässig dick, sie hat einen Durchmesser von 0,0078 mm; auffallend sind durchschnittlich 0,0156 mm lange und 0,0078 mm breite Körperchen, die in das Gewebe eingelagert sind und keinerlei Structur zeigen; sie sind hyalin und haben dieselbe gelbliche Farbe wie die Cuticula (Fig. 7c).

Das Parenchym ist in jungen Proglottiden deutlich zellig; die Kerne, welche 0,0025 mm messen, sind schwach färbbar, die Kernkörperchen aber stark.

Kalkkörperchen fehlen ganz.

Die Muskeln bestehen aus einer unmittelbar unter der Cuticula liegenden Schicht von Ringmuskeln, welche von geringer Dicke ist; dann folgt eine etwas stärkere Lage von Längsmuskeln, welche in der Rindenschicht auch auftreten, und an deren Innengrenze sehr mächtig werden, ohne deutliche Bündel zu bilden, im sogenannten Halstheil erscheinen sie lamellenartig (Fig. 3 lm 2); nach innen findet sich dann eine ziemlich breite Schicht von transversalen oder Ringmuskeln (Fig. 5 u. 6tm), während die Mittelschicht feine transversale und dorsoventrale Muskeln, die sogenannten Parenchymmuskeln zeigt.

Die Geschlechtsöffnungen stehen randständig und zwar unregelmässig links und rechts abwechselnd.

Die Proglottiden, in welchen die Geschlechtsorgane in Function sind, liegen sehr weit vorn, 130 mm vom Scolex entfernt, weiter hinten findet man überall bereits fertig gebildete Eier; die Proglottiden, welche man wählen muss, um die keimbereitenden Organe zu studiren, sind noch sehr kurz und verhältnissmässig breit (Fig. 4).

In der vorderen Hälfte des Aussenrandes der Proglottiden, wo die Geschlechtsorgane münden, findet man einen Geschlechtssinus, der schräg nach vorn geöffnet ist (Fig. 4sg), etwas weiter dahinter sieht man ihn auf Querschnitten nach aussen geschlossen (Fig. 7sg); er wird innen von der Cuticula und den Hautmuskeln ausgekleidet, und radiäre Muskeln bewirken seine Erweiterung, während Ringmuskeln ihn nach aussen vermuthlich vorübergehend ganz schliessen können.

Die Hoden liegen, wie alle Geschlechtsorgane, in der Innen- oder Markschicht; sie sind sehr zahlreich, annähernd kugelförmig und durchschnittlich 0,097—0,132 mm gross; ihr Bau ist der bei den Cestoden gewöhnliche; sie sind als Mutterzellen aufzufassen, in deren Innerem Tochter- und Enkelzellen entstehen; was speciell diese auszeichnet, ist eine auffallend dicke Hüllmembran, welche oft 0,004 mm breit wird und so auch auf die Vasa efferentia übergeht, die hier besonders leicht zu finden sind. Letztere münden in das Vas deferens (Fig. 4 und 5vd), welches in reichen Schlingen die eine Seitenhälfte des Körpers durchläuft und in eine Blase tritt, welche bei anderen Arten als Cirrusbeutel zu bezeichnen wäre, da hier aber ein Cirrus fehlt, diesen Namen nicht tragen kann, und Expulsionsblase genannt werden soll (Fig. 4, 5, 7eb). Während man bei anderen Formen sieht, wie vielfach gewundene Schlingen des Samenganges dieses Organ erfüllen, verläuft hier nur ein einfacher, gerader Gang in demselben. Der Gang ist aussen von einer Lage Prostata-Drüsen bedeckt (Fig. 7p), in das Lumen ragen nach aussen gerichtete Borsten hinein, nur an einzelnen Stellen finden sich dieselben rundlichen Platten, wie sie in der Cuticula liegen. Vermuthlich dehnt der einströmende Same den Gang so weit, dass seine Aussenwand die Innenwand der muskulösen Blase berührt und durch diese das Ausströmen des Samens

bewirkt wird, wobei die Borsten ein Zurückströmen des Samens hindern würden.

Der Keimstock ist zweilappig und nimmt etwa die beiden inneren Viertel des Querdurchmessers ein (Fig. 4 u. 6k); die Keimzellen (Fig. 8) sind 0,023 mm gross und haben einen grossen, sich schwach färbenden, 0,017 mm messenden Kern.

Der Dotterstock nimmt einen schmalen Saum am Caudalrande der Proglottiden ein (Fig. 4 u. 6d) in einem Raum von etwa $^2/_5$ des Querdurchmessers; die Dotterzellen (Fig. 9) sind ganz achromatisch, ihre Grösse beträgt 0,013 mm und die des glänzenden Kerns 0,0052 mm; der Ausführungsgang leitet in einen kleinen Dottersack (Fig. 6ds), der in der Schalendrüse liegt.

Die Schalendrüse ist gross, ihr Durchmesser beträgt 0,53 mm; sie liegt in der Mittelaxe am Hinterrande der Proglottide (Fig. 4 u. 6s), und hat einen Hohlraum im Centrum, das Ootyp; die Zellen sind oval, 0,0169 mm lang und 0,0104 mm breit, der excentrisch gelegene, kugelrunde, 0,005 mm grosse Kern hat ein grosses Kernkörperchen (Fig. 10).

Die Vagina (Fig. 4 u. 7v) liegt unmittelbar hinter dem Vas deferens und mündet in den Sinus genitalis; sie verläuft fast gradlinig nach innen und führt in eine Samenblase (Fig. 4rs), welche halbmondförmig gekrümmt und 0,26 mm lang und 0,07 mm breit ist; sie liegt etwa in der Mitte zwischen den beiden Aussenrändern, etwas näher dem Geschlechtssinus und in der Mitte zwischen den Aussenflächen, und führt in den Keimgang. Die Innenwand der Vagina (Fig. 7v) ist mit Borsten besetzt, die auffallender Weise auch hier nach aussen gerichtet sind, auch hier findet man die erwähnten rundlichen Plättchen, wodurch die innere Auskleidung des Vas deferens und der Vagina sich als Cuticularbildungen kennzeichnen; aussen ist die Vagina mit einer Lage grosser, gekernter Zellen belegt.

Die Anlage des Uterus (Fig. 4 u. 5u) verläuft genau in der Mittelaxe der Gliederkette, weiter hinten, wo die Zahl der Eier sich häuft, treten nach den Seitenrändern hin wenige blindsackartige Erweiterungen von ihm aus.

Da ein Cirrus fehlt, so kann wohl nur Selbstbefruchtung der einzelnen Proglottiden eintreten, die vermuthlich bei einem Abschluss des Geschlechtssinus nach aussen zu Stande kommt.

Die Eier sind kugelförmig und 0,416 mm gross; die Haupt-

masse der ungemein dicken Schale (Fig. 11) besteht aus radiär gestellten Stäbchen, die aussen und innen von einer homogenen Schicht begrenzt sind.

Taenia (Davainea) Struthionis Houttoyn.

Fig. 12—18.

Auch das Untersuchungsmaterial, welches hier benutzt ist, verdanke ich der grossen Liebenswürdigkeit des Herrn Professor Dr. H. Krabbe in Kopenhagen, welcher mir 3 Tänien aus dem Darm von Struthio molybdophanes sandte, welche 620, 270 und 160 mm lang waren.

Dass es sich um Taenia Struthionis handelt, nehme ich nach Parona an, welcher seine Tänie aus Struthio camelus, die mit unserer zweifellos identisch ist, auf die vor 100 Jahren von Houttoyn kurz beschriebene Art zurückführt, welche dann vor Parona nicht wieder untersucht wurde.

Der Scolex ist 1,18 mm, nach Parona 2 mm breit, die 4 Saugnäpfe messen 0,47 mm, in ihnen findet sich schwarzes Pigment; ein eigentliches Rostellum ist nicht vorhanden, die Scheitelgegend ist flach vorgewölbt, und hier findet man einen 0,54, nach Parona 0,6 mm grossen Hakenkranz, welcher von 2mal 82 Haken gebildet wird; die Form ist sehr eigenthümlich (Fig. 12) und entspricht derjenigen, wie sie bei dem Subgenus Davainea gefunden wird, nur mit dem Unterschiede, dass die hier untersuchten Haken sehr viel grösser sind, als die winzig kleinen bisher bei Davainea beobachteten; die grösseren messen von links nach rechts 0,084, die kleineren 0,075 mm; wenn Parona die Grösse auf 0,03—0,02 mm angibt, so ist das wohl nur ein Schreibfehler, denn wenn man seine Abbildung ansieht und sich erinnert, dass der Hakenkranz nach ihm einen Durchmesser von 0,6 mm hat, so können die Haken unmöglich die angegebene Grösse besitzen. Die Form ist insofern merkwürdig, als der Wurzelast bei den grösseren ganz, bei den kleineren fast ganz fehlt, während der Hebelast mächtig entwickelt und an seinem freien Ende nicht abgerundet, sondern in Fasern aufgelöst ist; der Hakenast ist stark gekrümmt; die Saugnäpfe sind nicht mit Haken versehen und am Innenrande des Hakenkranzes findet sich schwarzes Pigment. Die grösseren Haken sind die inneren, die kleineren die äusseren, und sie stehen dicht gedrängt abwechselnd.

Bei dem von Blanchard und Railliet aufgestellten Subgenus Davainea finden sich meistens 2 Reihen von abwechselnd stehenden Haken, die eine ganz characteristische Form haben; immer ist der Hebelast verhältnissmässig mächtig entwickelt, der Wurzelast ist sehr klein oder fehlt ganz, die Anzahl ist immer eine grosse, vielfach findet man 300, bei einzelnen Arten bis zu 800, und die Grösse ist eine unbedeutende, meistens 0,01—0,007 mm; Blanchard gibt als Gattungsmerkmal an, dass der Rand der Saugnäpfe mit Haken bewaffnet ist, bei T. echinobothrida sogar mit 7 Reihen; da nun die hier beschriebene Art unzweifelhaft zu Davainea gehört und unbewaffnete Saugnäpfe hat, so glaube ich, Blanchard's angegebenes Gattungsmerkmal als Regel streichen zu müssen; T. bothrioplitis besitzt nur eine Hakenreihe.

Der Bau der Proglottiden ist insofern auffallend, als dieselben vorn sehr kurz sind, dann länger und endlich ungefähr quadratisch werden, um sich dann nach hinten zu wieder erheblich zu verkürzen.

Es beträgt

	die Länge	die Breite	Verhältniss von Länge zu Breite
30 mm vom Scolex	0,12 mm	1,58 mm	1 : 13
200 „ „ „	0,35 „	4,43 „	1 : 12
300 „ „ „	2,57 „	2,37 „	1 : 0,9
600 „ „ „	1,38 „	2,57 „	1 : 1,9

Nach Parona sind die hintersten Glieder 8,5—9 mm breit; der Hinterrand einer Proglottide überragt den Vorderrand der nächstfolgenden dachziegelförmig, die letzte aber ist abgerundet.

Die Cuticula ist homogen und 0,0026 mm dick.

Das Parenchym ist deutlich zellig mit kleinen, kugelförmigen, sich stark färbenden, oft excentrisch gestellten Kernen; unter der Cuticula ist wie gewöhnlich das Parenchym verdichtet und stärker färbbar.

Kalkkörperchen fehlen vorn ganz, erst in den allerletzten Proglottiden treten sie auf; sie sind concentrisch geschichtet, länglich rund und durchschnittlich 0,018 mm lang und 0,013 mm breit.

Die Muskeln haben die gewöhnliche Anordnung; unter der Cuticula liegt eine feine Ring- und hierunter eine Längsmuskelschicht; dann folgt eine mächtige zweite Längsmuskel-

schicht, die nach innen bündelweise angeordnet ist, aber in eine äussere, schwächere und eine innere, kräftigere Abtheilung gesondert ist; sie grenzt die Rinden- von der Markschicht ab; in letzterer bemerkt man als Parenchym-Muskeln dorsoventrale und transversale Fasern, erstere verdichten sich an der Innenseite der derben Längsmuskeln zu einer besonderen Lage; die stärkeren der inneren Längsmuskeln haben einen Durchmesser von 0,0056 mm.

Seitlich jederseits am Rand der Proglottide verläuft nach aussen von den Gefässen ein Hauptnervenstamm (Fig. 13 u. 14n).

Unmittelbar hinter dem Scolex in dem sogenannten Halstheil findet man 4 Längsgefässe von sehr ungleichem Durchmesser; die der Bauchfläche sind sehr gross, die der Rückenfläche viel kleiner, beide sind stark geschlängelt, die letzteren mehr; diese verschwinden bald und die beiden grösseren treten nicht, wie bei den meisten andern Tänien, in die Transversalebene, sondern verlaufen der Bauchfläche näher. Am Caudalende jeder Proglottide schwellen sie mächtig kugelförmig an und sind hier durch eine Queranastomose verbunden. Die beiden Längsgefässe endigen in der letzten Proglottide sehr verschieden; das rechtsseitige schwillt etwa 1,2 mm vom Caudalende zu einer mächtigen Blase an (Fig. 15 u. 16b), die am hintersten Punkte durch einen Porus nach aussen mündet; das linke dagegen behält seinen Durchmesser zu Ende bei, aber 0,63 mm vom Caudalende sendet es einen Ast nach dem Rande, der eine kurze Strecke rückwärts, nach dem Rostralende verläuft und 0,78 vom Caudalende nach aussen mündet, während der Hauptstamm weiter nach hinten verläuft und 0,52 mm vom Ende blind endigt. Aus der letztgenannten Mündung bildet sich eine tiefe Rinne, die sich am linken Körperrande bis 0,63 vom Caudalende erstreckt.

Ueber die Gefässe bei Davainea ist übrigens nichts bekannt, bei einer nicht dahingehörigen Vogeltänie, T. puncta aber fand ich, dass die beiden kleineren und dickwandigeren Gefässe ganz bis nach hinten verlaufen, nicht durch Queranastomosen verbunden werden und dass alle 4 Gefässe in der hintersten Proglottide in eine Einstülpung des Körpers, nicht in eine geschlossene Blase münden.

Die Geschlechtsöffnungen stehen am Rande, einseitig, rechts, ganz hinten an einer Vorbuchtung des Proglottidenrandes, vorn die männliche, unmittelbar dahinter die weibliche (Fig. 17).

Bei Davainea findet man meistens dieselben Verhältnisse, nur bei T. circumvallata Krabbe und pluriuncinata Crety stehen sie unregelmässig abwechselnd.

Die Hoden liegen in einer Reihe an der Rückenseite der Markschicht (Fig. 13h); es sind rundliche, zahlreiche, durchschnittlich 0,9 mm grosse Körper mit sehr dicker Wandung; für Taenia circumvallata gibt Krabbe 15—20 Hoden in der Proglottide an. Die Vasa efferentia führen in ein in zahlreichen Windungen verschlungenes Vas deferens (Fig. 13vd), das in eine birnförmige Expulsionsblase leitet (Fig. 13 u. 17eb); dieselbe ist sehr dickwandig und enthält zahlreiche Schlingen des Vas deferens; zunächst erstreckt sie sich nach dem Aussenrande, biegt dann aber nach hinten um und verläuft bis zur Mündung fast von vorn nach hinten; diese Strecke ist 0,57 mm lang, während die Blase 0,18 mm lang und 0,11 mm breit ist; an der Mündung befindet sich ein kurzer, unbedornter, 0,036 mm langer und an der Basis 0,034 mm breiter Cirrus (Fig. 17c); unter der Cuticula zeigt er Ringmuskeln. T. circumvallata Krabbe hat keinen Cirrus, männliche und weibliche Geschlechtsöffnung bilden einen ununterbrochenen, nicht nach aussen mündenden Canal. Aehnlich fand ich es bei einer nicht zu Davainea gehörenden Vogeltänie; der T. sphenocephala fehlt ebenfalls ein Cirrus, hier münden männliche und weibliche Geschlechtsorgane in einen Geschlechtssinus; die innere Auskleidungsmembran von Vas deferens und Vagina ist mit Borsten besetzt; die des ersteren sind nach aussen, die der letzteren nach innen gerichtet, so dass der Same sich im Vas deferens nur in den Geschlechtssinus hinein, in der Vagina nur aus demselben herausbewegen kann.

Während man sonst bei den Tänien und bei den meisten Cestoden ein einheitliches, oft flügelförmig ausgebreitetes Ovarium findet, ist dasselbe hier, und ebenso scheint es bei dem ganzen Subgenus Davainea zu sein, in Gruppen durch die ganze Markschicht vertheilt (Fig. 14k); es sind durchschnittlich 0,13 mm grosse Körper, welche meistens 8—12 Zellen von eigenthümlichem Bau (Fig. 18), die Primordialeier, enthalten. Die Zellen sind etwa 0,052 mm gross, sie sind achromatisch und enthalten einen 0,013 mm messenden Kern, mit einem centralen grösseren und zahlreichen peripheren Kernkörperchen, letztere enthalten ein centrales Körperchen; die Membran des Ovarium enthält zahlreiche Kerne.

Der Dotterstock ist ein kleines, fast rudimentäres Organ, das am Caudalende jeder Proglottide dicht vor der Gefässanastomose liegt; es ist traubig gebaut (Fig. 14ds) und die kugelförmigen, 0,0065 mm grossen Dotterzellen sind achromatisch und stark glänzend und enthalten einen grossen, sich kaum erkennbar färbenden Kern.

Die Vagina beginnt an der hinteren Vorbuchtung des Proglottidenrandes unmittelbar hinter dem Cirrus, verläuft zunächst eine Strecke von hinten nach vorn (Fig. 14v), wendet sich dann in transversaler Richtung nach innen und erweitert sich nach einem 1,14 mm langen Verlauf zu einem 0,16 mm langen und 0,13 mm breiten Receptaculum seminis (Fig. 14rs). Letzteres zeigt nun eine Eigenschaft, welche ich noch nie beobachtet habe; dieselbe besteht darin, dass von dem Receptaculum seminis Aeste abgehen, welche den Samen durch Verzweigungen zu sämmtlichen Ovarien leiten (Fig. 14).

Während bei den gesammten Cestoden und Trematoden die Eibildung so vor sich geht, dass die für dieselbe nöthigen Formelemente, Keimzellen, Samen, Dotterzellen, Schalendrüsensecret alle nach einem Punkte, dem Eibildungsraum oder Ootyp geleitet werden, von wo sich die fertigen Eier in dem Uterus vertheilen, bleiben bei Davainea von Anfang bis Ende die Keimzellen in den Ovarien liegen, Samen und Dotterzellen werden zu ihnen geleitet, und die Schalensubstanz wird von den Ovarien selber abgesondert; dementsprechend fehlt ein Ootyp, ein Schluckapparat und eine Schalendrüse bei Davainea.

In den letzten Proglottiden liegen die Ovarien dicht gedrängt, wie es auch bei anderen Arten von Davainea gefunden ist; die übrigen Geschlechtsorgane sind atrophirt oder ganz geschwunden, nur Vagina, Vas deferens und die männliche Expulsionsblase bleiben deutlich.

Zahlreiche, gleichmässig durch die Proglottiden vertheilte Ovarien sind gefunden bei T. tetragona Molin, circumvallata Krabbe, pluriuncinata Crety und australis Krabbe; für die erstgenannte Art wird angegeben, dass jedes Ovarium 5—20 Eier enthalte.

Eier sind auch in den letzten Proglottiden meines grössten, 620 mm langen Exemplars nicht bis zur Reife ausgebildet; in den Ovarien erkennt man ihre Anlage und sieht das Vorhandensein von Dotterzellen; Parona bildet die Eier ab, auf-

fallender Weise in Form von Bothriocephalus-Eiern und gibt die Grösse auf die Länge von 0,03 und die Breite von 0,02 mm an. Die Eier von T. tetragona sind sehr klein und messen, 0,025 und 0,024 mm.

Die Entwicklung kennt man bei zwei Arten; der Cysticercus von T. botrioplitis lebt in Helix carthusianella und maculosa, der von T. proglottina in Limax agrestis, cinereus und variegatus.

Die zum Subgenus Davainea gehörigen Arten sind nach Blanchard folgende:

T. circumvallata Krabbe aus Coturnix communis,
T. pluriuncinata Crety aus Coturnix communis,
T. tetragona Molin = botrioplitis Piana aus Gallus domesticus,
T. echinobothrida Mégnin aus Gallus Phasianus und Columba,
T. Friedbergeri v. Linstow aus Phasianus,
T. Urogalli Modeer aus Tetrao, Perdix und Megaloperdix,
T. proglottina Davaine aus Gallus domesticus,
T. cesticillus Molin aus Gallus und Phasianus,
T. insignis Steudener aus Carpophaga oceanica,
T. australis Krabbe aus Dromaeus Novae Hollandiae,
T. frontina Dujardin aus Oriolus galbula, Picus viridis u. major,
T. crassula Zed. aus Columba livia und Turtur,
T. circumvallata Krabbe aus Ardea gazetta,
T. leptosoma Diesing aus Psittacus erithacus und
T. madagascariensis Davaine aus Homo.

Taenia serpentulus Schrank.

Fig. 19—27.

Taenia serpentulus habe ich an verschiedenen Orten, bei Ratzeburg, Hameln und Göttingen im Darm von Corvus corone gefunden, übrigens wird ihr Vorkommen angegeben in Corvus cornix, frugilegus und monedula, Garrulus glandarius, Nucifraga caryocatactes, Pica caudata, Oriolus galbula, Picus major und aurulentus, und zwar in Deutschland, Oesterreich, Dänemark, Turkestan und Aegypten.

Die grösste Länge meiner Exemplare betrug 65 mm, die Breite hinten 1,5 mm; Krabbe fand sie bis 200 mm lang und hinten 1,8 mm breit, Stossich nur 12—15 mm lang.

Die Proglottidenbildung beginnt unmittelbar hinter dem Scolex; es beträgt

	Länge	Breite	Verhältniss von Länge zu Breite
für die vordersten Proglottiden	0,0264 mm	0,317 mm	1 : 12
23 mm hinter dem Scolex	0,132 „	0,968 „	1 : $7^1/_3$
am Caudalende	0,308 „	1,188 „	1 : $3^6/_7$

Die Geschlechtsorgane sind 18 mm hinter dem Scolex völlig ausgebildet, die letzten Glieder enthalten reife Eier mit Oncosphären; angelegt werden die Geschlechtsorgane ungemein früh, bereits 1 mm hinter dem Scolex in Form eines Zellhaufens im Centrum der Markschicht.

Der Scolex ist kurz und klein, 0,3 mm breit und 0,169 mm lang, die verhältnissmässig grossen, kreisrunden Saugnäpfe messen 0,104 mm; die Scheide des Rostellum ist mit kräftigen Ringmuskeln zum Hervortreiben desselben versehen; letzteres trägt 10 Haken von 0,0234 mm Grösse und schlanker, gebogener Form (Fig. 19); Krabbe gibt die Zahl ebenfalls auf 10 und die Grösse auf 0,024—0,027 mm an; seine Abbildung der Form gleicht ganz der unsrigen.

Die sehr feine und homogene Cuticula ist 0,0013 mm dick.

Das Parenchym ist zellig gebaut; die Zellen sind unregelmässig rundlich, oft mit strahligen Ausläufern; die Zellen sind ganz achromatisch, meistens 0,005 mm gross, mitunter grösser und blasig, mit einem durch Boraxcarmin leuchtend roth färbbaren, 0,002 mm grossen Kerne.

Kalkkörperchen fehlen gänzlich.

Unter der Haut liegt auch hier eine sehr feine Schicht von Ring- und Längsmuskeln, dann folgen dichter gedrängte Parenchymzellen mit schwach färbbarem Zellleib; weiter nach innen liegt eine Lage sehr derber Längsmuskeln, die in Bündeln bis zu 8 Fasern angeordnet sind; sie haben einen Durchmesser von bis 0,0078 mm und erscheinen gelb und unfärbbar (Fig. 22, lm^2), in der Markschicht finden sich ferner feine dorsoventrale und transversale Muskeln.

Das Nervensystem besteht aus 2 grossen, dicht hinter dem Hinterrande der Saugnäpfe liegenden, durch eine Commissur verbundenen Ganglien, von denen nach hinten 2 Längsnerven sich durch die ganze Gliederkette erstrecken; dieselben sind auf dem

Querschnitt 0,031 mm in dorsoventraler und 0,023 mm in transversaler Richtung breit (Fig. 20 und 22n); nach vorn treten Nerven zu den Saugnäpfen und zum Rostellum; auch hier verlaufen die Nerven, ausser im Scolex, immer nach aussen von den Gefässen.

Im Halstheil findet man 4 stark geschlängelte Gefässe, die in der Mittelschicht verlaufen, 2 grössere mehr der Bauch-, 2 kleinere der Rückenfläche genähert (Fig. 20gg, kg); sehr bald verschwinden die beiden letzteren und die beiden grösseren verlaufen stark geschlängelt und vielfach verästelt allein weiter, am Caudalrande jeder Proglottide durch eine Queranastomose verbunden. In der Gegend der Geschlechtsöffnungen rücken Längsnerv und Hauptgefäss beide nach der Bauchfläche (Fig. 22).

Bei Taenia argentina verschwinden nach Zschokke die beiden kleineren Gefässe im ersten Viertel der Thierlänge, auch hier bilden die beiden grösseren in jeder Proglottide eine Anastomose und in der letzten Proglottide verbinden sie sich zu einem kurzen gemeinschaftlichen Gang, der am Caudalende durch einen Porus nach aussen mündet; diese Endproglottide war bei meinen Exemplaren von T. serpentulus nicht vorhanden.

Die Geschlechtsöffnungen stehen randständig und einseitig, am vorderen Drittel des Proglottidenrandes (Fig. 21).

Hier bemerkt man eine kugelförmige Hervorragung, die Krabbe scheinbar für den Cirrus hält, denn er nennt die männliche Geschlechtsöffnung eiförmig und bildet das Organ, aber nicht den Cirrus ab, welcher aus dem rundlichen Theil hervorgestreckt werden kann; er ist sehr fein und zart, 0,052 mm lang und 0,0054 mm breit und mit kaum erkennbaren Spitzen oder Kegeln besetzt. In jeder Proglottide findet man 3 sehr grosse, unregelmässig rundliche, durchschnittlich 0,132 mm grosse Hoden (Fig. 22h); sie sind als Mutterzellen anzusehen, die Tochterzellen sind 0,031, die Enkelzellen 0,0026 mm gross, letztere kugelförmig mit verhältnissmässig grossem, sich stark färbendem Kern. Die Samenfäden sind sehr lang und derb. Bei T. argentina fand Zschokke in jeder Proglottide nur einen Hoden.

Das Vas deferens ist stark geschlängelt (Fig. 22vd) und führt in eine grosse Expulsionsblase (Fig. 22eb), die schräg nach hinten und aussen gerichtet liegt und kolbenförmig ist; sie ist 0,132 mm lang und 0,053 mm breit und enthält ein reiches Convolut von Schlingen des Vas deferens.

Von den weiblichen Geschlechtsorganen liegt am weitesten nach dem caudalen Rande der Proglottide zu der Dotterstock, ein etwa 0,31 mm breites und 0,25 mm langes Organ (Fig. 22ds); die Dotterzellen sind kugelförmig, 0,0054 mm gross und achromatisch, der chromatische Kern misst 0,0025 mm (Fig. 23).

Dicht vor ihm findet man den Keimstock, der aus 2 Flügeln besteht; die Zellen sind grösser als die ebengenannten; sie messen 0,01 mm; der Kern ist gross und wie die Zelle schwach färbbar, dagegen ist das glänzende Kernkörperchen achromatisch (Fig. 24).

Die kleine, kugelförmige Schalendrüse liegt in der Medianebene (Fig. 22s), hinten in der Proglottide, und schliesst einen Hohlraum, das Ootyp, ein; sie ist 0,026 mm gross, die rundlichen Zellen, aus denen sie gebildet ist, messen 0,0052 mm, sie sind achromatisch und enthalten einen kleinen, färbbaren Kern.

Die Vagina mündet unmittelbar vor der Austrittsstelle des Cirrus und erweitert sich nach innen zu einer colossalen Samenblase, die im transversalen Durchmesser 0,37, von vorn nach hinten 0,18 mm misst; sie ist das grösste Organ in der Proglottide und in der Abbildung (Fig. 22rs) nur im Umriss gezeichnet.

Man beobachtet eine Selbstbefruchtung der Proglottiden, der Cirrus dringt in die nahe Vagina ein, wie ich das schon bei meiner früheren Besprechung dieser Art erwähnt habe.

Die Eier haben eine doppelte, hyaline Hülle, die äussere ist 0,084 mm lang und 0,068 mm breit, während die Oncosphäre 0,044 und 0,034 mm misst; dieselbe zeigt 6 Haken in 2 mal 3 verschiedenen Formen; die vordersten (Fig. 25a) sind die breitesten, die Endhälfte ist stärker gebogen, die Länge beträgt 0,0234 mm, genau so viel wie die Scolex-Haken; das zweite Paar ist schlanker (b), 0,027 mm lang, die Endhälfte gestreckter; das mittlere Paar (c) ist das dünnste, 0,0208 mm lang mit stärker gebogener Endkralle; Krabbe gibt die Masse für die 3 Formen der verhältnissmässig grossen Embryonalhaken auf 0,024, 0,022 und 0,020 mm an. Weinland will eine dreifache Eihülle gesehen haben. Die Entwicklung der Eier beschreibt Moniez.

Auf Fahrwegen in unsern Wäldern findet man häufig in der Nähe von Pferdeexcrementen einen oben dunkelblau, unten schön hellblau gefärbten Dungkäfer, Geotrupes sylvaticus, und in

einem solchen, den ich auf einer Chaussee im Göttinger Walde sammelte, fand ich in der Leibeshöhle massenhaft den Cysticercus unserer Taenia serpentulus; etwa 50 Exemplare konnte ich hier beobachten, eine Cyste mit einem langen Schwanzanhang (Fig. 26); letzterer ist bis 2,37 mm lang, 0,197 mm breit und trägt, unregelmässig vertheilt, die 6 Embryonalhäkchen, in der Reihenfolge, wie Fig. 26 sie zeigt, wobei die Buchstaben a, b, c denen in Fig. 25 entsprechen; hier misst a 0,0243, b 0,0221 und c 0,0247 mm. Die Cyste (Fig. 27) ist 0,34 mm lang und 0,28 mm breit. Zu äusserst findet sich eine homogene Cuticula von 0,0015 mm Dicke; dann folgt eine kräftige Schicht von Aequatorialmuskeln, die 0,0044 mm dick ist, darunter eine etwas mächtigere Lage von Meridionalmuskeln, welche eine Dicke von 0,0052 mm hat. Am Scheitelpunkt hat die Cyste eine Oeffnung, aus der ein handschuhfingerartig ein- und ausstülpbarer Theil hervorgedrängt werden kann, der viele unregelmässige, meistens 0,013 mm grosse Kalkkörperchen enthält; vor sich her treibt er den soliden Kopftheil, den künftigen Scolex der Tänie mit Rostellum, Hakenkranz und 4 Saugnäpfen; letztere sind 0,104 mm lang und 0,065 mm breit, die Haken messen 0,0234 mm und gleichen aufs genaueste denen der Taenia serpentulus; ihre Zahl betrug stets 10, nur einmal 9.

Leuckart gibt in seinem Bericht über die wissenschaftlichen Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während der Jahre 1870—71 pag. 453 gelegentlich an, in Geotrupes stercorarius einmal einen hakentragenden Cysticercus gefunden zu haben, der aber nicht näher untersucht, benannt und beschrieben wird.

Damit ist die Zahl der Cysticerken der Vogeltänien, die meistens langgeschwänzt sind und in Crustaceen, Insekten und Mollusken gefunden sind, deren wir bereits 21 kennen, wiederum um einen vermehrt; die bekannten gehören zu Taenia anatina, acanthorhyncha, Arionis, brachycephala, coronula, cuneata, crassirostris, gracilis, fasciata, proglottina, Rosseteri, perlata, setigera, sinuosa, tetragona, tenuirostris, macropeos, unilateralis, infundibuliformis, microsoma und affinis; die Zurückführung der letztgenannten beiden Tänien auf die gefundenen Cysticerken ist noch nicht zweifellos.

Literatur.

Zu T. Struthionis.

P. L. S. Müller, Linné's Natursystem. Th. 6, Bd. 2. Nürnberg 1773. pag. 904.

Krabbe, Bidrag til kundskab om fuglenes baendelorme. Kjöbenhavn 1869.

Piana, Di una nuova specie die Tenia del Gallo domestica (Taenia [Davainea] botrioplitis). Mem. Accad. sc. istit. Bologna, ser. IV, t. II, 1881, pag. 387—394, 1 tab.

Parona, Di alcuni elminti raccolti nel Sudan orientale. Annal. mus. civic. ser. 2, vol. II, Genova 1885, pag. 425—427, Tab. VII, Fig. 1—6.

Grassi und Rovelli, Embryologische Forschungen an Cestoden. Centralbl. für Bact. u. Parask. Bd. V, Jena 1889, pag. 370—377.

v. Linstow, Beiträge zur Kenntniss der Vogeltänien. Archiv für Naturgesch. 1890, pag. 171—177, Tab. X, Fig. 1—15.

Crety, Cestodi delle Coturnix communis. Bollet. mus. Zoolog. ed anat.-comp. vol. V, Torino 1890, No. 88, pag. 1—16, 1 tab.

Blanchard, Davainea. Notices helminthologiques. Bullet. et Mém. soc. zoolog. France, Paris 1891, pag. 428—440.

v. Linstow, Eine Tänie ohne Copulationsorgane (T. sphenocephala). Centralbl. für Bact. u. Parask. Bd. XII, Jena 1892, No. 15, pag. 502—503.

Zu T. serpentulus.

Diesing, Systema helminthum, vol. I, Vindobonae 1850, pag. 545—546 (exclus. Dujardin).

Weinland, Miscellen. s. Ephemerides natur. curiosor. t. XXVIII, Jena 1861, pag. 20.

Moniez, Mémoires sur les cestodes, Paris 1881, pag. 26—27, Tab. II, Fig. 49—51.

Krabbe, l. c. pag. 74—76, Tab. IX, Fig. 35—37. Nye Bidrag, Kjöbenhavn 1882, pag. 10.

v. Linstow, Archiv für Naturgesch. Berlin 1877, pag. 17—18, Tab. I, Fig. 25.

Stossich, Soc. histor. natur. Croatica VII, Zagreb 1892, pag. 68, Tab. I, Fig. 2.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII und XXVIII.

b = Endblase des grossen Längsgefässes.
c = Cirrus.
d = Dotterstock.
ds = Dottersack.
eb = Expulsionsblase.
gg = grosses Gefäss.
h = Hoden.
k = Keimstock.
kg = kleines Gefäss.
lm = Längsmuskeln.
n = Nerv.
p = Prostata-Drüsen.
rs = Receptaculum seminis.
s = Schalendrüse.
sg = Sinus genitalis.
tm = Transversalmuskeln.
u = Uterus.
v = Vagina.
vd = Vas deferens.

Fig. 1—11. Taenia ursina.

Fig. 1. Scolex.
Fig. 2. 2 Haken, a grosser, b kleiner.
Fig. 3. Querschnitt dicht hinter dem Scolex.
Fig. 4. Flächenschnitt durch eine geschlechtsreife Proglottide.
Fig. 5 Querschnitt durch eine Proglottide mit den männlichen,
Fig. 6. Dasselbe mit den weiblichen Organen.
Fig. 7. Querschnitt durch die Geschlechtsausmündungsgänge, stärker vergrössert.
Fig. 8. Keimzellen.
Fig. 9. Dotterzellen.
Fig. 10. Schalendrüsenzellen.
Fig. 11. Ein Ei.

Fig. 12—18. Taenia (Davainea) Struthionis.

Fig. 12. 2 Haken, a grosser, b kleiner.
Fig. 13. Querschnitt durch eine Proglottide mit männlichen,
Fig. 14. mit weiblichen Geschlechtsorganen.
Fig. 15. Flächenschnitt,
Fig. 16. Querschnitt durch die letzte Proglottide.

Fig. 17. Flächenschnitt durch einen Proglottidenrand mit den Geschlechtsöffnungen.
Fig. 18. Keimzelle oder Primordialei.

Fig. 19—27. Taenia serpentulus.

Fig. 19. Haken des Scolex.
Fig. 20. Querschnitt durch den Halstheil.
Fig. 21. Flächenansicht des Proglottidenrandes.
Fig. 22. Querschnitt durch eine geschlechtsreife Proglottide.
Fig. 23. Dotterzellen.
Fig. 24. Keimzellen.
Fig. 25. Haken der Oncosphäre.
Fig. 26. Cysticercus der Tänie aus Geotrupes sylvaticus.
Fig. 27. Cyste desselben, stärker vergrössert.

Ueber den Bau des elektrischen Organes von Torpedo mit besonderer Berücksichtigung der Nervenendigungen in demselben.

Von

Dr. med. **Emil Ballowitz,**
Privatdocent und Prosector in Greifswald.

Hierzu Tafel XXIX, XXX und XXXI.

Das hohe physiologische Interesse, welches die elektrischen Organe der Fische darbieten, ist die Veranlassung gewesen, dass der feinere Aufbau dieser Organe sehr oft, wenn auch mit verschiedenem Erfolge, zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht wurde. Die Schwierigkeiten, welche die Weichheit und die überaus zarte Beschaffenheit des Gewebes der elektrischen Organe ihrer Erforschung entgegensetzen, tragen die Schuld, dass die namhaftesten Forscher, wie R. Wagner, Remak, von Kölliker, M. Schultze, Ranvier, W. Krause, Ciaccio, Fritsch u. a. zu sehr abweichenden Resultaten gekommen sind und zur Zeit noch ungelöste Widersprüche bestehen, welche ge-

rade die wichtigsten, besonders für die Lehre von der peripheren Nervenendigung bedeutungsvollsten Fragen betreffen.

Schon im Frühling 1891, während eines Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel, unternahm ich es, das elektrische Organ von Torpedo nach den neuen Methoden, vor Allem nach der Golgi'schen Methode, welcher die Wissenschaft so grossartige Erfolge auf dem Gesammtgebiet der Nervenlehre verdankt, zu untersuchen. Leider gestattete mir die Kürze der Zeit meines Aufenthaltes nicht, diesen Arbeiten die gewünschte Ausdehnung zu geben; immerhin erhielt ich schon damals wichtige Resultate, welche mich veranlassten, diese Untersuchungen wieder aufzunehmen. Herr Dr. Hermes, Direktor des Berliner Aquariums, war auch dieses Mal so liebenswürdig, mich, wie schon so oft für andere Zwecke, mit lebendem Materiale zu versorgen. Ich fühle mich gedrungen, Herrn Dr. Hermes für sein stets bereitwilliges und liebenswürdiges Entgegenkommen, welches ich zur Unterstützung meiner wissenschaftlichen Arbeiten am Berliner Aquarium jederzeit gefunden habe, an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Peters, Inspector am Berliner Aquarium, sage ich für die vielen Mühen, denen er sich meinetwegen unterzogen hat, meinen aufrichtigsten Dank.

Die erneuten Untersuchungen des elektrischen Organes haben mir nun ausserordentlich klare, positive Resultate ergeben, Resultate, welche nicht angezweifelt werden können und im Stande sind, die vielen Widersprüche zu erklären und zu beseitigen. Diese Resultate stützen sich nicht auf einige wenige Präparate, vielmehr habe ich in zahlreichen, prächtig gelungenen mikroskopischen Präparaten stets genau dasselbe gleich scharf und deutlich ausgeprägt gefunden. Die bestimmten Färbungen traten so regelmässig auf und waren immer so scharf gezeichnet, dass nicht daran gezweifelt werden kann, dass sie präformirten Strukturen entsprechen.

Bei der Darstellung der Präparate verfuhr ich in folgender Weise. In dem elektrischen Organ des erwachsenen, lebenden[1]) Thieres (Torpedo Narce Risso, ♂ und ♀ Exemplare von 30—35 cm Länge) wurde nach Entfernung der Haut jedesmal ein elektrisches Säulchen in dem Gewebe der benach-

1) Die Thiere wurden sofort nach beendigter Operation getödtet.

harten Säulchen umschnitten und in der Höhe von $^1/_2$—1 cm mit einem scharfen Rasirmesser abgetragen, so dass kleine Stückchen des elektrischen Gewebes erhalten wurden, in deren Mitte sich ein intakter Abschnitt eines einzelnen Säulchens befand. Hierdurch wurde eine Quetschung und Verletzung des herausgeschnittenen Säulenstückchens möglichst vermieden. Die Stücke wurden sofort in das Gemisch von Kali bichromicum und Osmiumsäure bekannter Concentration (4:1) gelegt. Für einen Theil der Stücke nahm ich einen um das Doppelte grösseren Zusatz der 1%igen Osmiumsäure. Nach einem 3—4tägigen Aufenthalte in dem Gemisch wurden die Stücke schnell in verdünnter Lösung von Argentum nitricum abgewaschen und sodann auf 1—3 Tage in $^3/_4$%ige Lösung von Argentum nitricum gebracht. Geschnitten wurde freihändig ohne weitere Behandlung, die Schnitte kamen in Xylol-Balsam. Naturgemäss kommen hier hauptsächlich Querschnitte durch die elektrischen Säulchen in Betracht.

In dieser Weise behandelte ich eine grosse Anzahl von Stückchen und fertigte ich viele Hunderte von mikroskopischen Präparaten an. Ich hatte dies nicht zu bereuen. Denn in vielen Stücken war keine oder nur eine geringe Färbung eingetreten. Manche Stücke zeigten diese Färbung, andere wiederum jene vorherrschend, bisweilen ausschliesslich, sodass ich nur der Behandlung vieler Stücke die Vollständigkeit der Resultate verdanke.

Eine gute Färbung trat nur in dem umschnittenen, central gelegenen Säulchen auf, während das verletzte elektrische Gewebe der Umgebung unregelmässige, meist krystallinische Niederschläge zeigte. Die guten Stellen verriethen sich schon durch eine braunrothe bis dunkelbraune Färbung. Eigenthümlich ist das fleckenweise Auftreten der Färbungen, welche sich auf die übereinander gelagerten elektrischen Platten unregelmässig vertheilten.

Ich will mit der Schilderung der Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen beginnen und zuerst die Nervenendigungen, sodann die Strukturen des übrigen Gewebes der elektrischen Platten berücksichtigen, soweit dieselben durch die Golgi'sche Methode aufgedeckt werden. Manche bisher unbekannte und nicht genügend gekannte Bauverhältnisse treten bei Anwendung dieser Methode in überraschender Klarheit hervor.

Zur Controle der nach diesem Verfahren erhaltenen Resul-

tate wurden auch andere Methoden, besonders die Behandlung der Gewebe mit Osmiumsäure, in Anwendung gezogen.

Ferner soll untersucht werden, welchen Theilen des Querschnittbildes der elektrischen Platte, welches nach gewöhnlicher Fixirung und Paraffineinbettung erhalten wird, die nach der Golgi'schen Methode sichtbar gemachten Strukturen entsprechen.

Als Anhang füge ich eine Literaturübersicht bei; in derselben werde ich bei den einzelnen Arbeiten die von den früheren Autoren erhaltenen Resultate kritisch besprechen. Ich will dieselben nicht schon im Text berücksichtigen; bei dem Umfange der Literatur über das elektrische Organ würde die Uebersichtlichkeit der Darstellung dadurch zu sehr geschädigt werden.

Bei der Schilderung der feineren Struktur des elektrischen Organes setze ich die Kenntniss seines gröberen Baues voraus. Es sei nur daran erinnert, dass jedes elektrische Organ von Torpedo aus sehr zahlreichen, mit ihrer Längsaxe dorso-ventral gestellten Prismen besteht, welche sich aus einer grossen Zahl quer gestellter, dorsalwärts leicht vorgewölbter Blättchen, den elektrischen Lamellen oder elektrischer Platten, zusammensetzt. Zwischen den Lamellen befindet sich in regelmässiger Wechselfolge eine Schicht von Gallertgewebe. Während die obere Seite der Lamelle glatt ist und von einem dünnen Häutchen, der Dorsalmembran, überzogen wird, treten an die ventrale Seite derselben die zahlreichen Nerven heran, deren gröbere Ramifikationen, ebenso wie die Gefässverästelungen, in dem interlamellären Gallertgewebe verlaufen. An jeder Lamelle wird eine dorsale und eine ventrale Schicht unterschieden; die letztere wird hauptsächlich von den Nervenendigungen gebildet.

Behandelt man in der angegebenen Weise die Stücke des elektrischen Gewebes und fertigt Querschnitte durch die elektrischen Säulchen an (senkrecht zu der dorso-ventralen Längsaxe der Säulen), so trifft man in den Präparaten bei Untersuchung mit schwacher Vergrösserung als häufigen Befund gleichmässig bräunlich gefärbte, wie mit zahlreichen dunklen Pünktchen bestreute Stellen an. Gestalt und Grösse dieser braunen Stellen ist sehr verschieden. Meist besitzen sie das Aussehen kreisrunder oder ovaler Flecken von unregelmässig ausgezackter Begrenzung; oft dehnen sie sich aber auch auf grosse Flächen aus, sodass ein beträchtlicher Abschnitt der elektrischen Platte gefärbt erscheint.

Bei Untersuchung mit starken Systemen (homogene Immersion) lösen sich diese braunen Stellen nun in zierliche Netze von regelmässiger Anordnung auf, die mit eigenthümlichen stäbchenartigen Gebilden dicht besetzt sind. In den Figuren 1—3 der Tafel XXIX sind diese elektrischen Stäbchennetze, wie ich sie nennen will, möglichst getreu nach Winkel's homogener Immersion $^1/_{24}$ unter Anwendung des Abbe'schen Beleuchtungsapparates abgebildet. Fig. 1 zeigt ein reines Stäbchennetz, während in den Figuren 2 und 3 an dem Stäbchennetz schon weitere, sogleich zu besprechende Veränderungen eingetreten sind. Wie die Abbildungen am besten erkennen lassen, werden die oft sehr ausgedehnten Netze von dichten, im Allgemeinen ziemlich regelmässigen Maschen gebildet, die sich überall mit einander verbinden und zusammenschliessen. Die Breite der Netzbalken (Maschen) ist etwas verschieden, ihre Begrenzung erscheint bei guter Färbung scharf, wenn auch zart gezeichnet. Bei Kantenansicht stellt man fest, dass das Netz abgeplattet ist und die Maschen sehr dünn sind, so dass das Ganze eine zarte, dünne, netzförmig durchbrochene Membran von der Ausdehnung der elektrischen Platte bildet. Die Lücken, welche von dem Netzbalken begrenzt werden, sind meist etwas unregelmässig und von verschiedener Grösse. Gewöhnlich sind sie nahezu kreisrund oder länglich oval oder rhombisch mit abgerundeten Winkeln, häufig auch unregelmässig. Bisweilen ist ihre Grösse und Gestalt aber mehr regelmässig. Ich denke mir, dass diese Ungleichheiten zum Theil von dem Spannungsgrade der dünnen elektrischen Platten abhängen. In Folge der vorhergegangenen Behandlung sind die zarten Platten wohl oft unregelmässig gefaltet, hier gespannt, dort entspannt, meist auch wohl etwas geschrumpft. Es ist daher leicht möglich, dass hierdurch die Form und Breite der Maschen und der davon umschlossenen Lücken beeinflusst wird und dieselben im Leben noch weit regelmässiger sind. Dass mannigfache Faltungen der Platten bestehen und die Färbung beeinflussen können, werden wir noch sehen. Hiervon abgesehen, kann man sagen, wie die Abbildungen auch beweisen, dass das Netz ein recht regelmässiges und vor allen Dingen ein vollkommenes ist. Nur hier und da habe ich gefunden — stets natürlich eine durchaus gelungene und vollständige Färbung vorausgesetzt —, dass in die Lücken stumpfe, blind endigende Fortsätze der Netz-

balken wie kurze Sprossen frei hineinragen. Nur am Rande der gefärbten Stellen waren diese Seitensprossen häufiger, ebenso wie hier die Maschen unvollkommener und die Lücken oft grösser wurden (vgl. Fig. 1—3). Dies erklärt sich aber durch die am Rande der Flecken weniger vollkommen ausgefallene Tinktion.

Die Färbung der Netzmaschen ist für je eine braun tingirte Stelle gewöhnlich eine gleichmässige. Meist sind die Netze schön hellbraun gefärbt und zeichnen sich scharf von den hellen, farblosen Lücken zwischen den Maschen ab. Bisweilen ist die Färbung weniger intensiv, so dass die Maschen nur schwer sichtbar sind, ja sie kann so schwach ausfallen, dass man kaum noch etwas davon wahrnimmt und der Verlauf der Maschen nur noch durch die intensiv gefärbten Stäbchen angedeutet ist.

Diese Stäbchen sind das Auffälligste und Merkwürdigste an den Netzen (Fig. 1—3 der Tafel XXIX). Dieselben stellen längliche, schmale, stäbchenartige, in ihrer Form Bacterien ähnliche Gebilde mit wenig verdickten, leicht abgestutzten Enden dar, von im Durchschnitt 0,0009—0,0014 mm Länge. Sie sind in grosser Zahl in ziemlich regelmässigen Abständen über das Netz hin ausgestreut. Meist liegen die Stäbchen isolirt. Häufig beobachtet man indessen, dass je 3 oder 4 sich mit einem ihrer Enden vereinigt haben, so dass drei- resp. vierstrahlige Gebilde entstehen. Bisweilen scheinen sich noch mehrere Stäbchen verbinden zu können, so dass kleine unregelmässige Figuren daraus hervorgehen, z. B. zweig- oder sternartige Bildungen (vgl. z. B. die Stäbcheneinlagerungen der Fig. 2). Am häufigsten sind stets die einfachen Stäbchen, dann werden oft die dreistrahligen oder Y-artigen Formen beobachtet, die übrigen Combinationen treten schon seltener auf. Die Lage der Stäbchen ist stets nur auf den Maschen des Netzes, niemals beobachtet man in den Lücken freie Stäbchen, so dass die Stäbchen als ein integrirender Bestandtheil des Netzes selbst angesehen werden müssen. Sie liegen dabei meist am Rande der Maschen in der Nähe der Lücken; die Mitte der Maschen bleibt gewöhnlich frei.

An solchen Stäbchennetzen, welche sich umgebogen haben oder etwas gewölbt sind (Fig. 1, rechter Rand der Netzplatte), erkennt man die Stellung der Stäbchen auf dem Netz. Ein Theil der Stäbchen steht senkrecht auf den Maschen; das eine Ende wurzelt im Netz, während das andere Ende zapfenartig emporragt

und frei endigt. Stellt man ein horizontal ausgebreitetes Netz mit nach oben gerichteten Stäbchen oberflächlich ein, so erscheinen zuerst diese vertikal stehenden Stäbchen als dunkele, stark lichtbrechende Punkte. Bei etwas tieferer Einstellung gehen dann diese Punkte in kleine Kreise mit hellem, stark lichtbrechendem Innern über, die Querschnittsbilder der stark lichtbrechenden Stäbchen. Die vertikal stehenden Stäbchen sind aber meist in der Minderzahl; bisweilen wollte es mir scheinen, als wären sie ziemlich regelmässig vertheilt. Der andere Theil der Stäbchen und Stäbchenkombinationen befindet sich in liegender Stellung auf dem Netz, so dass die beiden Enden des Stäbchens mit dem Netz in Berührung resp. in Verbindung stehen. Die Stäbchen sind dabei nicht gerade gestreckt, sondern etwas gekrümmt, so dass die Convexität von dem Netze ab frei nach oben hinsieht Dasselbe gilt auch für die Stäbchenkombinationen. Diese Krümmung der Stäbchen ist sehr schön an gewölbten oder umgebogenen Netzen zu sehen: der Rand der Falte erhält in Folge der vorragenden Stäbchen und Stäbchenkrümmungen ein eigenthümlich zottiges Aussehen (vgl. in Fig. 1 den rechten Rand der Netzplatte).

Die Stäbchen färben sich bei Anwendung der Golgi'schen Methode leicht und intensiv. Wie erwähnt, kommt es nicht selten vor, dass nur sie gefärbt sind, nicht oder nur sehr wenig dagegen die Netze. Bei vollständiger Färbung erscheinen die Stäbchen intensiv dunkelbraun tingirt, stark lichtbrechend und heben sich sehr scharf von der Umgebung ab. Ist die Färbung keine sehr intensive, so erkennt man bei genauer Einstellung an jedem Stäbchen deutlich, dass die wenig verdickten Enden derselben in Gestalt intensiv dunkel gefärbter, stark lichtbrechender Pünktchen hervortreten, die sich von dem übrigen braun gefärbten Theil der Stäbchen deutlich abheben. Jedes Stäbchen besitzt also an jedem Pole ein von seiner übrigen Substanz differentes, in Gestalt eines dunklen Endpunktes erscheinendes Endkügelchen (vgl. die Stäbchen der Figuren 1—3). Bei den gebogenen Stäbchen ruhen beide Endkügelchen auf oder wohl richtiger im Netz. Auch die Stäbchenkombinationen lassen diese Endkügelchen erkennen, dieselben finden sich aber hier nur an der Spitze der frei vorragenden Aeste. Dort, wo die Aeste mit einander verbunden sind, fehlen sie. Ist die Färbung der Stäbchen nur gering, so

treten die Endkügelchen sehr deutlich und scharf hervor. Aber auch bei intensiver Färbung lassen sich die dunklen Endkügelchen an den meisten Stäbchen bei genauer Einstellung noch gut erkennen. Alle Endkügelchen haben gleiche Grösse und gleiches Aussehen.

Die Stäbchen ragen nur nach der einen (oberen) Seite hin vor, die andere Seite des Netzes ist, wie man an entsprechenden Faltungen sieht, ziemlich glatt.

Unwillkürlich drängt sich die Frage auf: Sind die Stäbchen vielleicht beweglich, können sie sich vom Netz erheben und aufrichten? Es wäre eine interessante Aufgabe, dieser Frage durch genaue Untersuchungen näher zu treten.

Dahingestellt sein lasse ich es übrigens, ob und in wie weit die vorausgegangene Behandlung auf die Krümmung der Stäbchen eingewirkt haben mag.

Die geschilderten Eigenthümlichkeiten, sowie die Verschiedenheit der Reaktionen und Färbungen beweisen, dass einerseits das Netz aus einer anderen Substanz besteht als die Stäbchen, andererseits die letzteren in ihrer Zusammensetzung wesentlich von ihren Endkügelchen verschieden sein müssen. Wir haben es hier also mit drei substantiell verschiedenen Bildungen zu thun: nämlich dem Netz, den Endkügelchen und den diese letzteren verbindenden und auch einschliessenden Stäbchenstücken.

Diese so ausserordentlich scharf und deutlich hervortretenden Stäbchennetze setzen sich nun zu den Nervenendästen in Beziehung, aber niemals direkt und so ohne Weiteres; vielmehr tritt an den Netzen regelmässig eine Veränderung der Färbung ein, wenn ein Nervenfaden herantritt (vgl. Fig. 2 und 3 der Tafel XXIX). Niemals habe ich in meinen Präparaten gesehen, so oft ich auch daraufhin untersuchte, dass ein Nervenfaden einfach in das typisch gefärbte hellbraune Stäbchennetz überging.

Von den Nervenverästelungen finden sich übrigens nur die feineren Aeste mit den Wagner'schen Geweihfasern gefärbt, wie es scheint, von der Stelle ab, wo die äussere Nervenscheide mit dem von Ranvier beschriebenen scharfen Rande aufhört (vergl. unten Literaturübersicht). Ich habe diese Nervenbäumchen sehr häufig tingirt erhalten (Fig. 4, 5 u. 7 der Tafel XXX). Besonders schön waren sie sichtbar in einigen Stückchen, die nur 12 Stunden in Argentum nitricum gelegen hatten (Fig. 4 und 5 der Tafel XXX). Die

Nerven waren hier scharf gezeichnet, glattrandig und mit fast sämmtlichen Aesten auf grosse Strecken hin zur Darstellung gekommen. Varikositäten, tröpfchenartige Anschwellungen, wie sie sonst bei Anwendung der Golgi'schen Methode an den feinsten Nervenzweigen regelmässig auftreten, wurden an denselben niemals beobachtet, wohl ein Beweis, dass diese feinen marklosen Nervenäste noch von einer Nervenscheide umgeben sein müssen. Zur Färbung der typischen Stäbchennetze war es in diesen Präparaten, auf welche ich unten noch Bezug nehmen werde, noch nicht gekommen. In den Figuren 4 und 5 der Tafel XXX habe ich die Ramifikationen der kleinen Nervenbäumchen genau wiedergegeben. Die charakteristische Art der Ramifikation dieser „Geweihfasern" (s. unt. Literaturübersicht) ist genau dieselbe, wie sie die nach den üblichen Methoden behandelten Präparate, besonders die Osmiumpräparate, erkennen lassen. Diese Uebereinstimmung dürfte beweisen, dass die Golgi'sche Methode im elektrischen Gewebe keine Trugbilder und Verzerrungen der feineren Strukturen hervorruft.

In den Präparaten, welche länger in Argentum nitricum gelegen hatten und die Stäbchennetze deutlich zeigten, waren zwar auch die Nervenbäumchen oft in grosser Zahl und in ganzer Ausdehnung intensiv gefärbt (vgl. die Fig. 7 der Tafel XXX) und zeigten alle Eigenthümlichkeiten der Verzweigung; indessen waren die Nervenfädchen hier meist nicht so scharf und glatt ausgeprägt, sie erschienen vielmehr meist ein wenig, wenn auch sehr unbedeutend, rauh und uneben, ein Unterschied, den ich nicht unerwähnt lassen möchte.

Gegenseitige Communikationen der Endbäumchen, sowie der Endzweige bis kurz vor der eigentlichen Nervenendigung kommen niemals vor, die Art der Verästelung ist stets eine dendritische, in seltenen Fällen eine dreitheilige. Dass sich auch die feineren Aeste der Ramifikationen noch aus mehreren Axenfibrillen zusammensetzen, liess die Golgi'sche Färbung bisweilen hervortreten. Es wird zuweilen beobachtet, dass dort, wo die Nervenfärbung in der Continuität der Nervenfasern aufhörte, an den Enden kurze, gefärbte Stücke feinerer Fäden hervorragten (vgl. Fig. 6 der Tafel XXX[1]).

1) Dies steht im Einklange mit der Beobachtung Ranvier's,

Die Veränderungen nun, welche an den Stäbchennetz-Zeichnungen auftreten, wenn die letzten Endäste der Geweihfasern herantreten, sind folgende. (Vgl. Fig. 2 u. 3 der Tafel XXIX, Fig. 8 u. 9 der Tafel XXX.) Die mit den Nervenfäden in Zusammenhang stehenden Netzbalken färben sich nämlich intensiv dunkelbraun bis schwarzbraun. Statt der zarten und dünnen Netzbalken des Stäbchennetzes findet man dann dunkle Netzmaschen, welche dicker und auch ein weniges breiter sind. Zugleich erscheinen sie etwas rauh und uneben, fast höckerig, hier und da eingeschnürt und von ungleicher Breite; an den Rändern gegen die Lücken hin sind sie oft mit kleinen, rundlichen Buckeln versehen. Diese vorspringenden Buckeln vergrössern sich hier und da zu kleinen, abgerundeten, frei in die Lücken vorspringenden Seitensprossen. Das Ganze macht nicht einen so zarten, zierlichen und regelmässigen Eindruck, wie das Stäbchennetz. Hierdurch, sowie durch die dunkle Tinktion grenzen sich diese Stellen scharf von dem zarten Stäbchennetz ab (Fig. 2 und 3). Anfangs sind nun an diesen dunkel gefärbten Netzmaschen noch die Stäbchen, wenn auch sehr undeutlich, sichtbar. Erreicht aber die Färbung ihre volle Ausbildung, so sind in den dunklen Netzzügen die Stäbchen als solche nicht mehr zu erkennen; das Stäbchennetz wird vollständig überlagert und verdeckt.

Ist die Färbung nun eine vollkommene, so folgt die dunkle Zeichnung ziemlich genau der Ausdehnung des Stäbchennetzes und dem Verlaufe seiner Netzbalken. (Vgl. Fig. 3 und zum Theil Fig. 2.) Die letzte Endigung, in welche die Nerven übergehen, ist demnach ein ebenso vollkommenes, in seinen Maschen geschlossenes Netz, wie das Stäbchennetz selbst. Auch hier grenzen sich die Ränder der Maschen scharf von der Umgebung ab und bleiben die Lücken zwischen den Maschen als helle Räume frei. Blind endigende, in die Lücken hineinragende Seitensprossen sind spärlich; sie kommen aber hier und da vor. Die zu dem dunklen „Nervenendnetz", wie ich es zum Unterschiede von dem „Stäbchennetz" nennen will, hinzutretenden Axencylinder sind schmäler, als die Netzbalken; die Axencylinder erfahren demnach bei ihrem Uebertritt eine bemerkenswerthe Verbreiterung und Abplattung. (Fig. 3 auf Tafel XXIX und Fig. 8 u. 9 auf Tafel XXX.)

wonach die Axencylinder der feinen Nerven des elektrischen Organes nach mässiger Osmiumsäure-Einwirkung eine feine Längsstreifung zeigen. Ranvier, Leçons sur l'Histologie du système nerveux, p. 126.

Dieses dunkle Nervenendnetz fand ich nicht selten in grosser Ausdehnung auf dem Stäbchennetz ausgeprägt. (Fig. 2 und 3.) Die Endnetze benachbarter Nervenäste gehen dabei continuirlich in einander über (Fig. 3), ohne dass auch nur die geringste Abgrenzung in den Innervationsgebieten benachbarter Nerven aufgefunden werden könnte. Hieraus folgt, dass das Endorgan, die eigentliche Endigung der Nerven des elektrischen Organes, eine grosse, allen Nerven einer jeden Platte gemeinschaftliche Netzmembran ist, in welche alle Axencylinder der zu der Platte hinzutretenden Nerven übergehen. Diese Membran stellt ein echtes Nervenendnetz dar, wie es schöner und vollkommener kaum gedacht werden kann; es besitzt die Ausdehnung der elektrischen Platte selbst. Innervationsgrenzen der einzelnen Nervenbäumchen lassen sich an der Netzmembran nicht nachweisen, vielmehr muss angenommen werden, dass alle Axencylinder der Platte in der Netzmembran als dem gemeinschaftlichen Endorgan endigen und hier unter sich in engster, ausgiebigster Communication stehen.

Wie ich nochmals hervorheben möchte und auch die Abbildungen auf Tafel XXIX zeigen, ist das Nervenendnetz nicht so zart und zierlich und gar so regelmässig, wie das Stäbchennetz. Auch ist es gewöhnlich nicht in so grosser Ausdehnung in seinen Maschen vollkommen geschlossen zur Darstellung gekommen, wie das Stäbchennetz. Ist die Färbung des Nervenendnetzes am Stäbchennetz nicht vollständig ausgefallen, so erscheinen in den Lücken desselben die Netzzüge des Stäbchennetzes. Stellt man eine solche Stelle ein, wenn die betreffende elektrische Lamelle mit ihrer ventralen Fläche nach oben gegen den Beobachter gewandt ist und bewegt dann den Tubus bei Immersion langsam nach abwärts, so wird zuerst das dunkle Nervenendnetz deutlich und scharf sichtbar. Erst wenn man die Mikrometerschraube ein wenig weiter bewegt, erscheinen die Züge des Stäbchennetzes scharf eingestellt. Hieraus folgt, dass beide in etwas verschiedenem Niveau liegen; das Nervenendnetz befindet sich mit seiner Hauptmasse unter dem correspondirenden Stäbchennetz, mit demselben nach oben hin unmittelbar zusammenhängend.

Aus Allem geht hervor, dass das „Stäbchennetz“ und das dunkle „Nervenendnetz“ zwei differente Gebilde sind; denn die Vermuthung, die man etwa a priori hegen könnte, dass es sich

in dem Stäbchennetz etwa um ein erst schwach gefärbtes Nervenendnetz handeln könnte, ist nach den obigen Befunden absolut auszuschliessen. Dass das zarte Stäbchennetz nicht so ohne weiteres und ausschliesslich als Nervenendorgan aufgefasst werden kann, geht daraus hervor, dass es sich niemals direkt mit den Nervenenden verbindet, diese Verbindung vielmehr nur unter Vermittelung einer sich dunkler färbenden Substanz eintritt. Es wäre nun zu entscheiden, was sich hier am Stäbchennetz dunkler färbt. Bei Beginn der intensiveren Färbung tingirt sich eine Substanz unmittelbar unterhalb der Netzbalken des Stäbchennetzes, so dass die Netzbalken dunkelrothbraun hervortreten. Weiterhin scheint dann der Niederschlag des doppelchromsauren Silbers sich an und auch oberhalb der Maschen des Stäbchennetzes zwischen den Stäbchen auszubreiten, so dass die Balken des Stäbchennetzes und auch die Stäbchen durch die dunklen Netzzweige so gut wie ganz verdeckt und bis auf Andeutungen unsichtbar gemacht werden.

Ich halte es daher für das Wahrscheinlichste, dass das Stäbchennetz nicht ausschliesslich nervöser Natur ist und die eigentliche Nervenendigung der Nervenfasern in der Platte bildet. Vielmehr glaube ich, dass dieses Netz mit seinen Stäbchen eine mit der specifischen Funktion des elektrischen Organes in engstem (wenn auch noch völlig dunklem) Zusammenhange stehende specifische Struktur ist. Das Stäbchennetz bildet gewissermaassen die Grundlage für die Substanz, in welche die Axencylinder der Nervenfasern direkt übergehen. Diese in Netzform ausgebreitete Axencylinder-Substanz, welche das dunkle Nervenendnetz der Präparate liefert, überzieht, besonders ventralwärts, das Stäbchennetz, sodass das letztere mit seinen Stäbchen dadurch in intimste Berührung, ja man muss wohl sagen, in engsten Zusammenhang mit der Nervensubstanz der Axencylinder kommt.

Ich neige mich daher mehr der Ansicht zu, dass von diesen beiden in Netzform ausgebreiteten Substanzen das „Nervenendnetz“ zunächst als die eigentliche Endigung der Nerven betrachtet werden muss. Jedenfalls handelt es sich hier um zwei differente Bildungen, welche sehr wohl auseinander gehalten werden müssen.

In Obigem wurden nur durchaus gleichmässig gelungene und vollständige Färbungen der Präparate berücksichtigt. So, wie dieselben in Vorhergehendem geschildert wurden, stellen sie gewissermaassen die letzte Stufe der Vollendung dar, die bei An-

wendung der Golgi'schen Methode in diesem Gewebe erreicht werden kann. Ich habe viele solche Präparate von gleicher Klarheit erhalten. Es kommen nun aber, wie überhaupt bei Anwendung dieser Methode, im elektrischen Organ sehr häufig unvollständige Färbungen vor, die sehr leicht zu falschen Anschauungen vom Bau der Nervenplatte Veranlassung geben können, bei richtiger Auffassung aber von grossem Werthe sind. Hier ist eine ganz besonders vorsichtige Kritik und eine sorgfältige Beobachtung geboten.

Dass gerade an dem Nervenendnetz so leicht mannigfache unvollständige Färbungen auftreten, erklärt sich durch die ausserordentliche Zartheit und Vergänglichkeit dieses Nervenendapparates, ein Umstand, auf welchen bereits von Kölliker mit Recht hingewiesen hat, der aber leider von späteren Untersuchern sehr ausser Acht gelassen wurde; ich werde hierauf bei Besprechung der Literatur noch zurückkommen. Diese Nervenendigungen verändern sich nämlich sehr bald nach dem Tode und werden auch durch Reagentien in ihrer Form leicht beeinflusst. Wenn die fixirenden Flüssigkeiten, besonders bei etwas grösseren Stücken, nicht schnell genug eindringen, was bei dem Gemisch von Kali bichromicum und Osmiumsäure leicht der Fall sein kann, so können sich inzwischen die Endnetze schon postmortal verändert haben, indem einzelne Netzbalken der Axencylindersubstanz sich an dem Stäbchennetz von einander trennen, so dass das Netz hierdurch unvollständig wird und freie in die zwischen den Maschen befindlichen Lücken vorragende Enden entstehen. Es fixirt daher das später eindringende Reagens schon postmortal veränderte Strukturen. Die grosse Zartheit und leichte Vergänglichkeit des Nervenendnetzes lässt darauf schliessen, dass die Axencylindersubstanz desselben vollständig ohne Hülle frei in dem Gewebe liegt. Das Stäbchennetz, besonders die Stäbchen, erweisen sich weit resistenter und geben daher auch weniger zu abweichenden Färbungen Veranlassung.

So beobachtet man zunächst, dass auf dem Stäbchennetz oft die dunklen Färbungen der Netzbalken auftreten, ohne dass die dazu gehörigen Nerven sich gefärbt haben und sichtbar sind. Es sind dann diese dunklen Netze, ebenso wie die Stäbchennetze, ohne allen Nervenzusammenhang. Wenn man die dunklen Zeichnungen aber sorgfältig untersucht, so wird man oft noch aus

dem dunkeln Netze hier und da hervorragende kurze Nervenstücke antreffen. Auch in Fig. 2 der Tafel XXIX waren zwei kurze Nervenstümpfe, die aber in die Zeichnung nicht eingetragen wurden, um die Uebersichtlichkeit derselben nicht zu stören, noch im Zusammenhange mit dem Nervennetz.

Diese dunklen Nervennetz-Färbungen sind nun schon oft auf dem Stäbchennetz selbst unvollkommen (Fig. 2 zum Theil). Dann ist der dunkle Niederschlag nicht allen Maschen gefolgt, so dass kein in allen Maschen geschlossenes, regelmässiges Netz mehr zur Darstellung kommt. Man sieht dann, dass die Färbung gewissermaassen an einzelnen Netzbalken des Stäbchennetzes in mehr gerader Richtung entlang gelaufen und nur hier und da in die Seitenbalken eingedrungen ist (vgl. Fig. 2). Hierdurch entstehen auf dem Stäbchennetz mehr dendritische, mit kurzen Seitensprossen versehene dunkle Zeichnungen und unvollständige Netzbildungen (Fig. 2). Besonders am Rande der Flecken sind die Färbungen unvollkommen, während im Innern derselben die dunklen Netze meist völlig ausgeführt zu sein pflegen (Fig. 2). Die Netze werden dann durch die dazwischen gelegenen hell gefärbten Maschen des Stäbchennetzes ergänzt (Fig. 2), welche letzteren aber in etwas anderem Niveau liegen.

Ein anderes sehr wichtiges Bild giebt die Färbung der Nervenramifikationen in Verbindung mit den dunklen Endnetzen, ohne dass es hier zur Tinktion der Stäbchennetze kommt; die letzteren bleiben hier völlig unsichtbar, ihre Anwesenheit innerhalb der tingirten Nervennetze kann hier nur aus bestimmten Anzeichen geschlossen werden. Dieser Befund ist ein sehr häufiger. Ich habe sehr oft in etwas dickeren Schnitten diese Zeichnungen in mehreren auf einander liegenden elektrischen Platten in grösster Ausdehnung erhalten, so dass die dunklen Endnetze grosse zusammenhängende Membranen bildeten (Fig. 7 auf Tafel XXX). Sehr schön sieht man dabei, wie die Endbäumchen der Nerven mit ihren sämmtlichen Endzweigen in diesem gemeinschaftlichen Terminalnetz aufgehen. Meist allerdings ist der Niederschlag von den Nerven aus nur in die Anfänge des Netzes eingedrungen, so dass den Endästen gewöhnlich nur kleinere oder grössere Stücke des Netzes ansitzen. In Fig. 7 der Tafel XXX ist bei schwacher Vergrösserung ein Stück der Nervenplatte einer elektrischen Lamelle aus einem derartigen

Präparat abgebildet. Links unten ist ein grösserer Abschnitt des Terminalnetzes imprägnirt, während an den anderen Stellen nur kleinere Stücke des Nervennetzes mit den Endzweigen der zahlreichen Nerven im Zusammenhange stehen. Dass diese Färbung eine unvollständige ist, geht schon daraus hervor, dass viele der imprägnirten Endfäserchen der Nerven frei aufhören.

Untersucht man diese dunklen Netzzeichnungen bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 8 und 9 der Tafel XXX), so erkennt man eine überraschende Mannigfaltigkeit in der Anordnung und Verbindung der Netzbalken, die aber bei näherer Prüfung bald ihre Erklärung findet. Häufig trifft man allerdings echte, engmaschige Netze an, welche genau so beschaffen sind, wie die oben beschriebenen dunklen Netzzeichnungen auf den Stäbchennetzen und sich in Nichts hiervon unterscheiden. Dies wird besonders in der Mitte der gefärbten Stellen und im Innern der grösseren Netzmembranen beobachtet.

Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung Fig. 3 auf Tafel XXX. An drei Endästen eines Nervenstammes hängen isolirt gefärbte Stücke des dunklen Nervenendnetzes, dessen Maschen recht regelmässig geschlossen sind. Das eine grössere Netzstück geht noch an zwei Stellen in das Stäbchennetz direkt über. Zwei andere Endäste desselben Nervenstammes setzen sich mit regelmässig geformten, dunklen Nervenendnetzen in Verbindung, welche auf dem hier zur Darstellung gekommenen Stäbchennetz liegen.

Weit zahlreicher sind aber die unvollkommenen Netzzeichnungen, besonders an den kleineren dunklen Stellen. Das Bild, welches dieselben darbieten, ist sehr mannigfach und im Allgemeinen folgendes (vgl. Fig. 8 und 9 der Tafel XXX). Man erkennt unregelmässig gebogene oder auch streckenweise mehr gerade verlaufende dunkle Netzbalken, welche sich hier und da durch Aeste mit einander in Verbindung setzen. Hierdurch entstehen zwischen weiten Maschen unregelmässige Lücken von sehr verschiedener Grösse. In dieselben ragen nun Seitensprossen hinein, die meist abgerundet frei endigen und häufig mit einem gewissen Schwung umgebogen sind. Derartige Seitensprossen kommen sich oft von benachbarten Netzbalken entgegen. Die Netzbalken, sowie die grösseren Seitensprossen sind oft mit niedrigen, abgerundeten Buckeln besetzt oder bisweilen auch perlschnurartig eingeschnürt. Kurz und gut, es besteht eine

eigenthümliche, sehr wechselnde, nicht unschöne Zeichnung, die man am besten als „Arabeskenzeichnung“ benennen könnte. Die Figuren 8 und 9 sind bei Immersion von mir genau nach dem Präparat gezeichnet und geben eine Anschauung dieser sehr wechselnden „Arabeskenzeichnung“.

Diese Arabeskenzeichnung ist eine unvollkommene Färbung, an welcher das Nervennetz nicht vollständig zur Ausprägung gekommen ist. Dies lässt sich aus folgenden Befunden beweisen.

Häufig findet man zwischen zwei sich entgegenstehenden Arabesken oder Seitensprossen oder auch zwischen zwei vorspringenden Buckeln eine schmale helle Verbindungsbrücke als einen Theil des schwach gefärbten Stäbchennetzes. Bisweilen sind diese Verbindungsbrücken so zahlreich, dass eine Auszeichnung derselben aus der Arabeskenzeichnung ein vollständiges Netz herstellen würde. Dies ist z. B. in Fig. 8 der Fall. Die hellen Verbindungsbrücken in den Lücken zwischen den dunklen Zügen sind Netzbalken des Stäbchennetzes, auf welchen die Färbung des Nervenendnetzes nicht erfolgt ist. Bisweilen sind auch grössere Stellen hell geblieben, selten mit schlecht gefärbten Stäbchen besetzt (Fig. 8, links). Die Imprägnation ist an diesen Stellen nicht erfolgt, obwohl die färbbare Nervensubstanz sich hier ebenso, wie an den dunkel tingirten Stellen vorfindet oder doch vorgefunden hat. Von der Anwesenheit der Stäbchen in diesen Nervennetzen geben nur helle, kreisrunde kleine Punkte Nachricht. Wenigstens erkläre ich mir diese im dunklen Nervennetz oft zu beobachtenden Punkte in der Weise, dass vertikal stehende Stäbchen nicht mit gefärbt sind und bei ihrem starken Lichtbrechungsvermögen daher als helle Punkte sichtbar werden (vgl. Fig. 8 und besonders den oberen Theil der Netzzüge in Fig. 9).

Ausserdem sieht man in den hellen Lücken zwischen den dunklen Balken — auch dies ist ein wichtiger Beweis für die Unvollständigkeit dieser Färbung — meist in unmittelbarer Nähe der Netzbalken kleine dunkle Punkte von gleicher Grösse. Bisweilen macht es den Eindruck, als ob diese Punkte durch einen feinen Stiel mit den Netzbalken verbunden wären (Fig. 8 und besonders Fig. 9). Diese Punkte sind die Endkügelchen der Stäbchen, die sich vereinzelt hier mitfärben und dadurch die Lage der nicht gefärbten Netzbalken verrathen. Die Stäbchen selbst sind in diesen Präparaten nicht mitgefärbt und scheinen

geschrumpft zu sein; die dünnen Stiele, welche die Pünktchen mit dem Endnetz verbinden, sind die Andeutungen der Stäbchenkörper.

Dazu kommt schliesslich die grosse Mannigfaltigkeit der Arabeskenzeichnung im Gegensatz zu der Einfachheit und Regelmässigkeit der Netzzeichnung. Im Allgemeinen kann man sagen: Je unvollkommener und mangelhafter die Färbung, um so weniger ausgeprägt sind die Netzbildungen. Trotzdem oder richtiger gerade deswegen, ist diese Arabeskenzeichnung, wie ich nochmals hervorheben möchte, so häufig, dass ein nicht kritisch verfahrender Beobachter versucht werden könnte, dieselbe als die eigentliche Art der Nervenendigung hinzustellen.

Oder würde man es für wahrscheinlich halten können, dass in manchen Bezirken der Nervennetzmembran vollständige, ganz regelmässige Netzverbindungen vorhanden sind, während an anderen Stellen ein unregelmässiges Arabeskennetz besteht? Der Befund am frischen und gut fixirten Object spricht dagegen.

Von diesen Bildern abgesehen, habe ich in einigen Stücken, in denen auch die Wagner'schen Geweihfasern (siehe oben) und die Gallertzellen (siehe weiter unten) deutlich waren und die sich durch eine diffuse hellbräunliche Färbung auszeichneten, noch andere Befunde erhalten, nämlich blass gefärbte Netze mit hinzutretenden Nerven ohne Stäbchenfärbung. (Vgl. Fig. 5 u. 6 der Tafel XXX. Fig. 5 ist bei schwacher Vergrösserung [Zeiss Obj. A, Oc. 5] gezeichnet, Fig. 6 nach Winkels homogener Immersion $^1/_{24}$.) Diese Färbung muss auch als eine unvollkommene, und zwar in den ersten Anfängen unterbrochene, bezeichnet werden, zumal die Stücke nur 12 Stunden in der Silberlösung gelegen hatten.

Die Färbung der dünnen, abgeplatteten Netzbalken bestand hier nicht in einem schönen Hellbraun, wie bei dem Stäbchennetze, vielmehr waren die Netzzüge eigenthümlich matt braungrau gefärbt, grenzten sich aber immerhin schon deutlich von dem nicht gefärbten Gewebe ab. Wie bei der dunklen Arabeskenzeichnung, waren die Netze auch hier keine vollkommenen und regelmässigen, wenn sie auch oft auf grosse Flächen hin sichtbar wurden. In die unregelmässigen grossen Lücken des Netzes ragten kürzere oder längere Seitensprossen der Netzbalken hinein (Fig. 6). Bisweilen verliefen längere, mit den Sprossen und Buckeln besetzte Abschnitte der Netzzweige isolirt ohne

weitere Netzverbindung, sich hier und da nur dichotomisch theilend. Mit anderen Worten: Es trat hier eine ganz ähnliche Arabeskenzeichnung hervor, wie bei dem dunklen, unvollkommen gefärbten Nervennetz (vgl. Fig. 6). Mit diesem blassen Arabeskennetz setzten sich gewöhnlich die letzten Verzweigungen der Nerven in Verbindung (Fig. 5 und 6), aber auch wieder nicht in der Weise, dass die dunkel gefärbten Nervenfäden einfach in die hellen, breiten Netzzüge direkt übergingen; vielmehr trat an den Verbindungsstellen eine intensivere Färbung ein. Von der Stelle aus, wo die Nerven an das Netz herantraten, waren 1—2—3 Netzbalken in der Richtung des Nervenverlaufes intensiv braun gefärbt, so dass dieselben auch bei schwacher Vergrösserung deutlich wahrnehmbar waren (Fig. 5) und den Verlauf der Nerven in dem hellen Netz gewissermaassen fortsetzten (Fig. 6). Von diesen intensiv gefärbten Netzbalken gingen kurze, unregelmässig wie abgeschnittene Färbungen in die Seitensprossen und Netzverbindungen hinein, so dass die braun gefärbten Netzzüge wie mit Zacken besetzt erschienen (Fig. 6).

Aber auch andere Anzeichen bewiesen, dass hier gleichfalls eine defekte Färbung vorlag. Hier und da zeigten sich nämlich in dem matten Arabeskennetz kleinere Abschnitte und unregelmässige Stellen intensiv braun gefärbt (Fig. 6): hier war die Färbung weiter vorgedrungen. Während die Stäbchen hier nicht gefärbt und unsichtbar waren, kamen doch die Endkügelchen derselben bisweilen, wenn auch selten, zur Darstellung. Dieselben erschienen an den Netzbalken als dunkle, gleichgrosse kleine Punkte, die meist paarweise oder zu kleineren Gruppen zusammenlagen und dem hellen Netz eine zierliche regelmässige Punktirung verliehen. Von den die Pünktchen verbindenden Zwischengliedern der Stäbchen war aber Nichts zu sehen. In dem linken unteren Viertel des blassen Netzstückes der Fig. 6 ist diese feine, durch die tingirten Endkügelchen der Stäbchen hervorgerufene Punktirung sichtbar. (Vgl. unten in der Literaturübersicht Boll's elektrische Punktirung.)

Damit ist die Reihe der unvollständigen Färbungen aber noch nicht erschöpft. So sah ich bisweilen, dass sich nur die Stäbchen gefärbt hatten, ohne dass das Netz sichtbar war. Entsprechend den Stäbchenzügen konnten dann dunkle unvollstän-

dige Nervennetz-Zeichnungen auftreten mit oder ohne Nervenzusammenhang.

Aus Obigem folgt, dass die Erscheinungsformen, unter denen die Endnetze in den Golgi'schen Präparaten auftreten, sehr mannigfach sind. Alle finden aber ihre Erklärung in dem von mir zu Anfang beschriebenen, vollständig tingirten, resistenteren Stäbchennetz und dem hinfälligen, leicht veränderlichen Nervenendnetz.

Ganglienzellen wurden im elektrischen Organ von mir nicht gefunden.

Ausser diesen nervösen Elementen kommen bei Anwendung der Golgi'schen Methode noch andere Strukturen in dem elektrischen Gewebe zur Darstellung. Vor Allem ist es die zarte Gerüstsubstanz des dorsalen Abschnittes der elektrischen Platte, welche ausserordentlich deutlich und intensiv gefärbt wird (vgl. die Figuren der Tafel XXXI). Auch hier tritt die Färbung meist fleckenweise auf, in Gestalt oft sehr zahlreicher, unregelmässiger, bei schwacher Vergrösserung braunroth erscheinender Stellen. Sie gehören den verschiedenen übereinander gelegenen elektrischen Lamellen an. Fig. 13 zeigt bei schwachen Vergrösserungen in der Mitte eines Säulchens diese gefärbten Flitter. Oft sind aber auch grosse Abschnitte der elektrischen Lamelle tingirt (vgl. Fig. 14 der Tafel XXXI).

Untersucht man bei stärkster Vergrösserung, so stellt man fest, dass diese rothe Färbung bedingt wird durch die Tinktion vieler äusserst feiner Fädchen, welche sich unter einander verbinden und ein enges, feinstes Netzgerüst darstellen (Fig. 15—17). In diese Fädchen sind kleinste, dunkel gefärbte Körnchen der Reihe nach einander eingelagert, so dass die Fädchen alternirend hell und dunkel erscheinen (Fig. 15—20). Von einer eigentlichen Querstreifung ist aber keine Rede. Man erkennt, dass die dunklen Stellen kleinste, rundliche, in die Substanz der Fädchen eingelagerte Körnchen sind von ziemlich gleicher Grösse; geringe Grössendifferenzen der Körnchen werden beobachtet. In den Netzfädchen, welche man bisweilen eine Strecke weit verfolgen kann, ist der Abstand zwischen den Körnchen auch nicht immer derselbe.

Stellt man nun die eine und zwar ventrale Fläche dieses Netzgerüstes ein, so sieht man, dass sich die Fädchen hier zu rundlichen

oder unregelmässig polygonalen Maschen zusammenlagern, so dass ein zierliches, ziemlich regelmässiges, sehr zartes, etwas weiteres Netz entsteht (Fig. 15). Bewegt man den Tubus ein wenig nach oben, so schliessen sich diese Maschen allmählich zusammen und aus dem weitmaschigen Netz wird das erwähnte äusserst engmaschige feinste Netzgerüst, welches den dorsalen Theil des elektrischen Gewebes der Platte bildet. Die Maschen sind so fein und eng, dass man dieselben sowie die zwischen ihnen befindlichen hellen Lücken nur bei Anwendung stärkster Vergrösserung und bei guter Beleuchtung erkennt (Fig. 15, 18, 19, 20). In Folge dessen scheinen auch bei etwas schwächerer Vergrösserung die dunklen Körnchen, welche in die Fädchen eingelagert sind, dicht nebeneinander zu liegen, so dass dieser Theil bei flüchtiger Untersuchung feinkörnig aussieht. Hier und da lassen sich die feinen Fädchen eine Strecke weit verfolgen.

Dieses enge Maschennetz, welches den Eindruck eines filzartig dichten Gerüstwerkes macht, ist schwer durch Zeichnung wiederzugeben. In den Zeichnungen Fig. 15 und auch Fig. 18—20 ist das enge Gerüstnetz in seinen Maschen vielleicht ein wenig zu regelmässig angegeben; auch die feinen Fädchen sind vielleicht ein wenig zu geradrandig geworden.

Ist die Färbung nur mangelhaft oder ist schon eine theilweise Entfärbung eingetreten, so werden zuerst die Fädchen unsichtbar, so dass die Körnchen völlig isolirt zu liegen scheinen. In der Fig. 16, in welcher die feinen Fädchen nicht mehr sichtbar sind, erkennt man nur die Körnchen, deren Lage den Verlauf der Fädchen zum Theil angiebt.

Diese Gerüstsubstanz färbt sich nicht immer in ihrer ganzen Dicke. Es kommt vor, dass nur der grobmaschige ventrale Theil als ziemlich regelmässiges Netz allein sichtbar wird. In Fig. 17 ist ein Theil des Randes einer gefärbten Gerüstlamelle gezeichnet, an welchem nur die Maschen des weitmaschigen Netzes sich durch Tinktion dargestellt haben. Die Körnchen führenden Netzfäden sind sehr schön sichtbar.

Ausser den kleinsten, in den Fädchen befindlichen Körnchen kommen noch andere intensiv gefärbte Körner von verschiedener Grösse vor, welche meistens wohl den Inhalt der von den Gerüst-Maschen umschlossenen Lücken bilden. Besonders auffällig, wenn auch in den Golgi'schen Präparaten nicht häufig, ist der Befund

grosser Körner von intensiv dunkelbrauner Färbung in den unteren Schichten der Gerüstsubstanz und an der unteren Grenze derselben; dieselben füllen die Lücken der Maschen zum Theil aus (Fig. 15). Diese Körner sind gewöhnlich ziemlich regelmässig in Gruppen vertheilt und lassen oft eine seitliche Einkerbung als optischen Ausdruck einer flachen Delle erkennen (Fig. 15 u. 16). Andere erscheinen wieder rundlich oder etwas unregelmässig mit stark glänzendem Innern. Die meisten besitzen jedenfalls eine napfförmige Gestalt. Bisweilen haben sich diese gröberen Körner in der Umgebung tingirter Gerüstsubstanz isolirt gefärbt (Fig. 16).

Dass diese Gerüstsubstanz mit Körnchen und Körnern dem dorsalen Abschnitte der elektrischen Platte angehört, beweist die Anwesenheit der grosskernigen Zellen in derselben. Man sieht nämlich, wenn die Gerüstsubstanz auf grössere Strecken hin gefärbt ist, in derselben in bestimmten, nicht regelmässigen Abständen helle, elliptische oder ovale oder bisweilen mehr rundliche Lücken von wenig differenter Grösse, in welchen man bei mittlerer Einstellung, umgeben von einem hellen Hofe, einen grossen, runden, mit Kernkörperchen versehenen Kern erblickt (Fig. 14). Am Rande des hellen Zellkörpers dieser Zelle scheint sich die Gerüstsubstanz etwas zu verdicken und zu erheben, so dass die Begrenzung der Zelle kapselartig hervortritt (Fig. 18—20). Die Anwesenheit dieser hellen Lücken in der Gerüstsubstanz (Fig. 20) beruht vielleicht auch wieder auf einer unvollkommenen Färbung. Denn sehr oft zeigt sich diese Lücke überdeckt von einer dünnen schalenartigen, convex ausgebuchteten Fortsetzung der Gerüstsubstanz, so dass sie nur wenig auffällt (in Fig. 14 stellenweise; besonders vgl. Fig. 18). In der Concavität der Kapsel-Ausbuchtung ruht ein Theil des völlig homogen und hell aussehenden Zellprotoplasmas. In dieser Kapselwand nimmt man meist sehr schön und deutlich die Architektur der Fädchensubstanz wahr, da dieselbe hier nur in dünner Schicht vorhanden ist. An der unteren Fläche markirt sich auch hier noch das weitmaschige untere Netz in Gestalt niedriger polygonaler Leisten (Fig. 18). Fiel die Tinktion nicht vollständig aus, so sieht man oft, dass vom Seitenrande der Kapselwand aus mehr weniger isolirt verlaufende, mit Körnchen versehene Fädchen ausgebuchtet um die

untere Fläche der Zelle herum gehen, um sich mit entgegenkommenden Fädchen der anderen Seite zu verbinden (Fig. 19).

Bisweilen kommt es vor, dass nur diese Zellkapseln sich färben, während die umliegende Gerüstsubstanz farblos bleibt oder nur in der nächsten Umgebung hervortritt (Fig. 18—20).

Ist die Gerüstsubstanz auf grösseren Strecken tingirt, so erscheinen in derselben meist dunkle, schmale, unregelmässige Linien, welche sich oft verzweigen und wie blattrippenartige Verdickungen der Gerüstsubstanz aussehen (vgl. Fig. 14). Ich glaubte anfangs auch, dass es sich um Verdickungen der Fädchenmasse handele. Wenn man aber hinreichend dünne Stellen untersucht, so sieht man, dass an denselben meist eine schmale, rinnenartige Einfaltung der Gerüstlamelle vorliegt, so dass diese dunklen Linien wohl nichts anderes, als Falten der Gerüstlamelle darstellen. Merkwürdig ist, dass die Färbung oft in der Richtung dieser Falten vorschreitet, so dass die rothen Stellen häufig mit spitzen Ausläufern versehen sind. Ja, es kann die Färbung nur auf solche Faltungen beschränkt bleiben.

Im Zusammenhang mit der gefärbten Gerüstsubstanz trifft man weiterhin oft vollständig braunschwarz und gleichmässig tingirte undurchsichtige Stellen an, in welchen sich nur noch die soeben besprochenen Faltungen kennzeichnen. Diese Stellen sind so undurchsichtig, dass sie Einzelheiten nicht mehr erkennen lassen. Es kann daher nicht gesagt werden, wodurch die dunkle Färbung bedingt wird, ob der Niederschlag auch innerhalb der Lücken des Netzgerüstes erfolgt ist, so dass Alles gleichmässig imprägnirt wurde, was wohl anzunehmen ist oder ob eine Imprägnation der Dorsalmembran vorliegt (vgl. in Fig. 14 den linken Rand der gefärbten Gerüstlamelle).

Diese Total-Färbungen treten übrigens noch häufiger isolirt und oft auf grosse Flächen hin auf.

Ohne Zweifel haben wir wohl in dem soeben beschriebenen Gewebe das eigentliche Substrat zu suchen, in welchem die Elektricität erzeugt wird. Die ganze innere Struktur, das Fädchengerüst mit den Granulaeinlagerungen und dem Körnerinhalt erinnert sehr an das Bild, unter welchem man sich die innere Zusammensetzung des Protoplasmas vorstellt; man könnte versucht sein, dieses Gerüstwerk als grob sichtbares Paradigma vom feineren Bau des Protoplasmas aufzufassen.

Es fragt sich nun, wie man dieses eigenartige Gewebe der dorsalen Schicht der elektrischen Lamelle histiologisch aufzufassen hat. Man könnte diese ganze Schicht als ein grosses, aus zahlreichen Zellen bestehendes Syncytium deuten. Das feinfädige, feinkörnige Gerüstwerk würde dann die allen gemeinsame Filarmasse im Sinne Flemmings oder das Protoplasma im Sinne Kupffers darstellen. Die helle Substanz zwischen den Gerüstmaschen, welche die Lücken des Gerüstwerkes ausfüllt, wäre die Interfilarmasse Flemmings oder das Paraplasma im Sinne Kupffers. Dieses Paraplasma, wenn man so will, kommunicirt durch die Lücken der Kapselwände mit der hellen Substanz, welche die Kerne in Gestalt der Höfe umgiebt und dasselbe helle, anscheinend homogene Aussehen besitzt, wie die helle Substanz in den Lücken der schwammigen Gerüstsubstanz. Diese helle Substanz ist nun jedenfalls wohl eine eiweissartige Flüssigkeit. Denn ich habe nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür gewonnen, dass die Lücken der dorsalen Gerüstsubstanz etwa mit Körnchen ausgefüllt seien. Wären Körnchen in denselben vorhanden, so hätten sie, von anderem abgesehen, auch wohl einmal hier oder da Färbung bei Anwendung der Golgi'schen Methode angenommen, wie es die gröberen, unregelmässigen Körnchen und Körner in den unteren Lagen und an der unteren Grenze der dorsalen Schicht thaten. Ich habe aber niemals in den sehr zahlreichen Präparaten, die ich daraufhin genau untersuchte, auch nur die geringste Färbung solcher Körnchen gesehen. Die feinen Körnchen, welche sich färbten, gehörten den Fädchen an. Auch die anderen Methoden (siehe unten) haben mir keinen Anhaltspunkt von dem Vorhandensein regelmässig vertheilter, die Lücken ausfüllender Körnchen gegeben.

Eine andere Auffassung wäre die, das spongiöse, feinste Netzgerüst als eine specifisch umgeformte, protoplasmatische Zwischensubstanz zu betrachten, etwa zu vergleichen den specifisch umgeformten contraktilen Fibrillen in den quergestreiften Muskelfasern. Die hellen Höfe um die grossen Kerne wären dann die Reste der Bildungszellen, gleich den „Muskelkörperchen" der Muskelfasern, während die die Lücken des Netzgerüstes ausfüllende Substanz zu vergleichen wäre der Füllmasse zwischen den contraktilen Fibrillenbündeln, dem Sarcoplasma. Diese Annahme schiene fast mehr Berechtigung zu haben, wie die andere. Aller-

dings habe ich in der die hellen Höfe bildenden Substanz keine weitere Struktur sehen können, die doch vorhanden sein müsste, falls sie noch wirkliches Zellprotoplasma ist. Indessen müssten dies noch genauere, speciell hierauf gerichtete Untersuchungen entscheiden.

Es sei noch bemerkt, dass sich Gerüstlamelle, Stäbchennetz und Nervennetz häufig an denselben Stellen gleichzeitig färben, aber merkwürdigerweise wohl meist nicht in derselben elektrischen Platte, sondern in benachbarten, unmittelbar über einander liegenden. Wenn ich die Ränder solcher etwas undurchsichtiger Stellen genau einstellte, so konnte ich bei Bewegung der Mikrometerschraube sicher feststellen, dass die Gerüstlamelle mit dem Stäbchen- und Nervennetz niemals in direktem Zusammenhange oder unmittelbarster Berührung steht; vielmehr befindet sich immer ein dünnes anscheinend homogenes Stratum dazwischen, in welchem, wenn die Färbung zweien benachbarten elektrischen Lamellen angehört, die Ramifikationen der zu dem Nervenendnetz tretenden Nervenfäden sichtbar werden.

Schliesslich lassen sich nach der Golgi'schen Methode noch die Gallertzellen in dem interlamellären gallertigen Zwischengewebe imprägniren. Ich fand dieselben aber nur in den Präparaten tingirt, welche 12 Stunden in Argentum nitricum gelegen hatten und welche auch die blassen Arabeskennetze, sowie die Wagner'schen Geweihfasern zeigten. Die dunkel gefärbten, sehr scharf hervortretenden Zellen besassen eine sehr unregelmässige Form (vgl. die Figuren 10 u. 11 der Tafel XXX).

Von einer hellen, länglichen Verdickung, welche den Kern repräsentirte, gingen gewöhnlich nach beiden Seiten zwei meist ungleiche Fortsätze aus, welche sich in reicher Weise dichotomisch verzweigten. Bisweilen entsandte eine Zelle auch 3—4 Fortsätze, welche sich meist weithin verfolgen liessen. Die Endverzweigungen wurden von äusserst feinen Fäserchen gebildet. Auch von den gröberen, zackigen Aesten gingen oft feinste Reiserchen ab, welche nach kurzem Verlaufe frei endigten (vgl. Fig. 12, welche einen Protoplasmaast einer Gallertzelle mit den Ramifikationen und den feinsten Reiserchen bei starker Vergrösserung zeigt). Es machte fast den Eindruck, als ginge die Substanz dieser Fäserchen in die Zwischensubstanz direkt über. Manche von diesen Zellverzweigungen verliefen auch längere

Strecken ungetheilt und waren mit kleinen varicösen Anschwellungen besetzt, so dass ihr Aussehen sehr an Nervenfäden erinnerte. Solche, bisweilen auch verzweigte Fäden fanden sich in den bezüglichen Präparaten oft zwischen den Geweihfasern und auch dicht unter dem Nervennetz. Man könnte geneigt sein, dieselben, wenn sie sich nicht mehr im Zusammenhange mit den Gallertzellen befinden, für Nervenfäden zu halten (vgl. den sich verzweigenden varicösen Faden zwischen den 3 Nervenbäumchen der Fig. 4 auf Tafel XXX[1]).

1) Auf die äussere Aehnlichkeit dieser Zellausläufer mit Nervenfädchen hat schon M. Schultze hingewiesen. Dieser Forscher sagt hierüber (16, pag. 24): „Zellige Anschwellungen kommen, wie ich mit anderen behaupten muss, nirgends im Verlaufe der Fasern vor. Zu einer Verwechselung mit solchen können Veranlassung geben, einmal die in der Scheide dünner, markloser Fäserchen liegenden Kerne, welche, wenn sie die Faser von oben oder unten decken, wie in ihr liegend aussehen, und ferner die Bindegewebszellen, welche gerade zwischen den feinen Nervenfasern ziemlich häufig vorkommen, und mit ihren feinen Fortsätzen über grössere Flächen sich verbreiten, sich mit Nervenfasern kreuzen oder ihnen anliegen, und bei oberflächlicher Betrachtung oft wie in anastomischer Verbindung mit ihnen zu stehen scheinen. Ein absolut sicheres Unterscheidungsmerkmal zwischen beiden Faserarten giebt es nicht. . . . . Dennoch ist gerade in den elektrischen Organen eine Verwechselung viel weniger möglich als an anderen Orten aus dem einfachen Grunde, weil die Nervenfasern wenigstens bis zu ihrer, der unteren Fläche des homogenen Plättchens unmittelbar anliegenden Endausbreitung eine Starrheit und Resistenz besitzen, die den Bindegewebszellenausläufern nicht zukommt. Diese Eigenschaft äussert sich z. B. bei Wasserzusatz; nach welchem noch längere Zeit hindurch die Nervenfasern, soweit von ihnen hier die Rede gewesen, mit unveränderten scharfen Contouren sichtbar bleiben, während die Bindegewebszellenausläufer schwinden, die Zellen ihre Sternform verlieren und in rundliche Körper übergehen. Aber auch im ganz frischen Zustande lassen sich beide unterscheiden. Die Nervenfasern zeigen, soweit sich eine bestimmte Breite an denselben überhaupt noch sicher messen lässt, stets vollkommen parallele Contouren, nirgends im Verlaufe findet sich eine Ungleichheit der Dicke, eine Unsicherheit in der Begrenzung, eine Andeutung von Varikositäten, während von den Zellausläufern das Gleiche nicht ausgesagt werden kann. Diese sind in ihrem Verlaufe bald dicker, bald dünner, unregelmässige Vorsprünge und Ausbuchtungen, in welchen der körnige Zelleninhalt sich deutlicher angehäuft hat, finden sich oft an ihnen, ihre Verästelungen endlich, welche nicht selten sind, haben etwas Unbestimmtes an sich, wiederholen sich nicht in so charakteristischem Typus, wie das an den Nervenfasern der Fall ist.“

Eine Verbindung dieser dunkel gefärbten Gallertzellen mit den Nervenfasern wurde niemals beobachtet.

Ich habe mich nun nicht darauf beschränkt, die elektrische Platte allein nach der Golgi'schen Methode zu untersuchen, vielmehr habe ich auch die anderen von den Autoren für dieses Gewebe empfohlenen Methoden in Anwendung gezogen. Ich will aber hier nicht näher auf meine damit erhaltenen Resultate eingehen, da ich bei der Besprechung der Literatur wiederholt Gelegenheit haben werde, hierauf zurückzukommen. Auch wird aus dieser Kritik der Literatur mein Standpunkt hervorgehen, den ich in manchen in dem obigen Text nicht berücksichtigten, den Bau des elektrischen Gewebes betreffenden Fragen einnehme. Es seien hier nur in aller Kürze die wichtigsten Ergebnisse aufgeführt und will ich nur gleich hervorheben, dass ich alle nach dem Golgi'schen Verfahren erhaltenen Resultate durch die anderen Methoden in vollem Umfange bestätigt fand; nur das zarte Stäbchennetz ist in Folge seiner Zartheit ohne die charakteristische, durch die Golgi'sche Behandlung erhaltene Tinktion als solches nicht mit Bestimmtheit zu erkennen.

Von den in Betracht kommenden Methoden erschien auch mir die Behandlung mit Osmiumsäure als die zuverlässigste. Kleine Stücke des lebensfrischen Gewebes wurden auf 1—2 Tage in 1 %tige Osmiumsäurelösung gelegt und alsdann in Wasser übergeführt, das wiederholt gewechselt wurde. Die Lamellen isolirte ich sodann mit Nadeln; einzelne wurden auch zerzupft, um Rissstellen derselben zu erhalten. Die Untersuchung nahm ich in Wasser vor, ohne weitere vorhergegangene Behandlung. Die Untersuchung in Wasser ist von grosser Wichtigkeit, da Glycerin oder gar Balsam die feinsten Strukturen zu sehr aufhellt, so dass sie undeutlich werden oder ganz entschwinden. Bedingung ist ferner, dass die zu untersuchende elektrische Lamelle horizontal ausgebreitet ist, keine Faltungen besitzt und auch nicht einseitig gezerrt ist. Besonders der letztere Umstand wirkt sehr störend auf die Form der Nervenendigungen.

Wenn man nun in dieser Weise eine isolirte Lamelle zunächst ohne Färbung mit nach oben gewandter Nervenschicht einstellt, so erkennt man Folgendes: Zuvörderst bemerkt man

die Ramifikationen der anfangs noch markhaltigen, sodann marklosen Nerven, auf welche ich indessen nicht näher eingehen will, da dieselben schon genügend bekannt und richtig beschrieben sind (siehe unten die Literatur-Uebersicht). Zwischen den Nerven, denselben sich oft anschmiegend und sie bis an die eigentliche Nervenendplatte begleitend, trifft man die Gallertzellen, welche dieselbe Gestalt und den gleichen Verlauf ihrer Protoplasmafortsätze, wie in den Golgi'schen Präparaten, zeigen. Nur lassen sich die Verzweigungen ihrer Fortsätze lange nicht so weit verfolgen, wie in den von mir beschriebenen Präparaten, man sieht nur die gröberen Aeste. An den isolirten, von der Endplatte abgerissenen Nervenverzweigungen habe ich, besonders an mit Anilinfarben tingirten Präparaten, oft feinste Fäserchen, jedenfalls bindegewebiger Natur gesehen. Auch konnte ich bisweilen spärliche feine Bindegewebszüge feststellen, welche, wie schon Fritsch angegeben hat, das interlamelläre Gallertgewebe durchsetzen. Hieraus folgt, dass das letztere doch nicht so ganz ohne Struktur ist.

Verfolgt man die marklosen Nerven nun weiter, so sieht man, wie dieselben plötzlich übergehen in die Nervenendausbreitung, welche mit einem Male sichtbar wird, falls der Theil der Lamelle horizontal ausgebreitet ist. Die letzten an das Nervenendorgan herantretenden Nervenenden sind nun in diesen Osmiumpräparaten so breit oder wenig schmäler als die Maschen des Endnetzes, ein Unterschied von dem Befund in den Golgi'schen Präparaten, wo die Nerven gewöhnlich schmäler gesehen werden. Dieses Nervenendorgan erscheint als eine aus äusserst zahlreichen, feinsten Ramifikationen bestehenden Platte, welche ein eigenthümliches, charakteristisches Aussehen darbietet. Die Färbung der Endramifikationen ist eine verschieden dunkle, je nach der Einwirkung der Osmiumsäure. Immerhin ist diese Osmiumsäurefärbung noch nicht intensiv genug, um ganz genau den Verlauf dieser feinsten Endäste verfolgen zu können. Nur soviel lässt sich bei genauer Einstellung mit Immersion meist schon deutlich feststellen, dass sehr zahlreiche, netzartige Anastomosen der zarten Verzweigungen bestehen. Wie in den Golgi'schen Präparaten sind die Bälkchen dieses Netzes nicht überall gleich breit, sind vielmehr etwas unregelmässig höckerig, mit Buckeln und hier und da mit kleinen Seitensprossen besetzt. Dieses Netz liegt

in einer optischen Ebene, Ueberkreuzungen der Bälkchen sind nicht vorhanden. Bewegt man den Tubus wieder ein wenig nach oben, so dass die Netzmembran undeutlich wird und die zu derselben tretenden Nervenäste sich wieder scharf einstellen, so bietet die undeutliche Netzmembran ein wesentlich anderes Bild. Statt der etwas unregelmässigen hellen Lücken zwischen den Netzbalken erscheinen helle, mehr oder weniger kreisrunde regelmässige Stellen, die umgeben werden von verschwommenen, verwaschenen, dunklen Linien; hierdurch könnte man verleitet werden, Körnchen zu sehen, doch ist dies nur eine optische Erscheinung, welche auf einer ungenügenden Einstellung der Netzmembran und der stark lichtbrechenden Eigenschaft der Netzbalken beruht. Ich werde hierauf bei der Kritik der Fritsch'schen Untersuchungen zurückkommen.

Bewegt man nun, nachdem man das Nervenendnetz wieder scharf eingestellt hat, den Tubus sehr wenig nach abwärts (dorsalwärts), so taucht im Gesichtsfelde sehr bald, sowie das dunkle Nervenendnetz gerade anfängt, undeutlich zu werden, eine grosse Anzahl dunkler, gleich grosser, sehr scharf und bestimmt hervortretender, runder Pünktchen auf, welche, wie man bei leichtem Spielen der Mikrometerschraube erkennt, den dunklen Netzmaschen ihrer Lage nach entsprechen, in den Lücken aber fehlen. Diese Pünktchen, welche die Boll'sche Punktirung darstellen (siehe unten die Literatur-Uebersicht), liegen nicht alle genau in einer einzigen optischen Ebene, der grösste Theil derselben befindet sich mehr ventralwärts. Hier erkennt man bei genauester Einstellung, dass die Pünktchen oft zu zweien oder dreien oder mehreren gruppenweise zusammenliegen. Diese Pünktchen sind stark lichtbrechend; unwahrscheinlich wird hierdurch hauptsächlich bedingt, dass bei einer gewissen Einstellung des Nervenendnetzes, meist entsprechend den Pünktchen, so lange dieselben noch nicht eingestellt sind, in den Balken des Nervenendnetzes häufig helle, kreisrunde Stellen sichtbar sind, in ähnlicher Weise, wie sie auch in den Golgi'schen Präparaten beobachtet wurden.

Schraubt man den Tubus noch weiter nach abwärts, so werden die Boll'schen Pünktchen undeutlich. Sehr bald treten grössere, unregelmässig gestaltete Körner hervor, die sehr zahlreich und meist in unregelmässigen Gruppen über das ganze Gesichtsfeld ausgestreut sind. Diese „interstitiellen Körner", wie

sie von den Autoren auch wohl genannt werden, halte ich für wichtige Bestandtheile des elektrischen Gewebes, obwohl sie von den meisten Autoren sehr vernachlässigt sind und nur nebenbei erwähnt werden. Sie sind von verschiedener Grösse und Form, viele rundlich, andere napfförmig; häufig sind mehrere zu bisweilen etwas gebogenen kurzen Fäden, gleich Bakterienketten, zusammengelagert. Durch Osmiumsäure haben sie einen leichten grauschwarzen Farbenton angenommen, welcher aber nur der peripheren Schicht anzugehören scheint; das Innere tritt stark lichtbrechend und hell hervor. Sie sind es, welche bei Anwendung der Golgi'schen Färbung sich bisweilen intensiv schwarzbraun färben.

Im Niveau der am meisten ventralwärts gelegenen Körner, bisweilen ein sehr weniges höher, tritt nun ein Gewebe an den Osmiumpräparaten in die Erscheinung, welches merkwürdigerweise den meisten Beobachtern ganz entgangen ist, wohl deshalb, weil immer zu stark aufgehellte Präparate untersucht wurden.

Dieses Gewebe besteht aus einem feinen Netzwerk feinster Fädchen, welche kleinste rundliche Lücken von ziemlich gleicher Grösse zwischen sich fassen. Die Knotenpunkte dieses Netzgerüstes erscheinen wie dunkle Punkte, so dass die Schicht bei oberflächlicher Untersuchung fein granulirt aussieht. Am deutlichsten nimmt man diese feinsten Gerüstmaschen wahr, wenn die dorsale Schicht isolirt, d. h. von der Nervenendplatte befreit ist. Dies tritt häufig an den Rissstellen ein. Man beobachtet an den Risslinien oft, dass die dorsale Schicht resistenter ist als die Nervenendplatte; letztere ist häufig eingerissen, während die dorsale Schicht noch intakt bleibt. Stellt man die ventrale Oberfläche dieses dorsalen Gerüstwerkes ein, so blitzt bei einer gewissen genauen Einstellung eine zum Gerüst gehörige dünne Schicht auf, welche aus grösseren, ziemlich regelmässigen Netzmaschen besteht und genau dasselbe gefelderte Aussehen zeigt, wie die grossmaschige Gerüstschicht, die ich an den Golgi'schen Präparaten beschrieben und abgebildet habe. Es ist also das in den Golgi'schen Präparaten so ausserordentlich scharf hervortretende Gerüstwerk in allen Theilen schon an den Osmiumpräparaten gut zu erkennen; nur treten die Körnchen der Fädchen hier nicht so deutlich hervor, wie an jenen.

Bewegt man den Tubus weiter nach abwärts, so währt es

eine Zeit, bis der Focus dieses feine Gerüst in den Osmiumpräparaten durchwandert hat. Alsdann hört dasselbe plötzlich auf; in einer hellen Ebene tauchen zahlreiche, sich durchkreuzende Bindegewebsfibillen und feinste Bindegewebsbündel auf. Damit haben wir die elektrische Lamelle ihrer Dicke nach durchmustert.

Diese Strukturen werden um vieles deutlicher, wenn man die mit Osmiumsäure behandelten Platten mit stark färbenden Anilinfarben, z. B. Gentianaviolett färbt und sodann in Wasser untersucht. Vor allem treten die Ramifikationen der Nervenendmembran schärfer hervor, weil sie die Farbe annehmen. Man sieht dann die zahlreichen netzförmigen Anastomosen und kann feststellen, dass die Netzbalken verschiedene Breite haben. Aber auch frei endigende Seitensprossen sind hier und da zu erkennen. Bei genauem Hinsehen findet man aber oft, dass von der Spitze dieser Seitensprossen feine schmale Communikationsfäden zu den benachbarten Netzbalken hingehen. Hier und da scheint es, dass die Seitensprossen etwas zahlreicher werden. Das hängt wohl von einer verschiedenen Einwirkung der Osmiumsäure auf dieses zarte Netz ab. Immer aber sind sie gering im Vergleich zu den sehr zahlreichen Netzverbindungen. Das Ganze bietet denselben eigenartigen, im Allgemeinen gleichmässigen Anblick dar, wie in den Golgi'schen Präparaten, nur dass in den letzteren die Bilder um vieles schärfer, wie mit der Feder gezeichnet, hervortreten, so dass sich die Netzbalken auf das genaueste verfolgen lassen. Wenn auch die Anilinfärbung schon recht intensiv ist, so sind die Umrisse dieser feinsten Zeichnungen doch dabei noch zu weich, als dass man nicht wünschen müsste, dass diese Färbung noch deutlicher wäre, um genauer sehen zu können. Dasselbe gilt für die Hämatoxylin-Färbungen der Osmiumpräparate.

Bei etwas tieferer (dorsalwärts gerichteter) Einstellung der Anilinpräparate nimmt man sodann die Boll'schen Pünktchen sehr scharf und deutlich wahr. Häufig ist es mir nun begegnet, dass bei genauer Einstellung der Pünktchenschicht je zwei oder mehr Pünktchen durch schmale, schwach gefärbte Linien verbunden wurden. Hier kamen also die Stäbchen und Stäbchenkombinationen zur Wahrnehmung, wenn auch die Färbung eine recht schwache und zarte blieb. Immerhin kann man doch schon an diesen mit Anilinfarben tingirten Osmiumpräparaten den Beweis liefern, dass die Stäbchen und Stäbchenkombinationen auch hier

vorhanden sind und die Boll'sche Punktirung hauptsächlich durch die Endkügelchen der Stäbchen bedingt wird. Durch diese Stäbchenverbindung der Kügelchen erhielt die Schicht dann eine Art Netzzeichnung, doch war es mir nicht möglich, das Stäbchennetz selbst wahrzunehmen; das nimmt mich bei der Zartheit desselben auch nicht wunder.

Auch das feinste Gerüstwerk der Dorsalschicht färbt sich mit Anilinfarben, aber nur die Fädchen und die denselben eingelagerten Körnchen. Die rundlichen Maschenlücken dagegen bleiben hell, wie man am besten an isolirten Dorsalschichten und den Rändern der Risslinien sieht. Dies spricht dagegen, dass die Lücken dieses Netzgerüstes von runden kleinen Körnchen ausgefüllt sind, die sich bei Anwendung der ziemlich Alles färbenden Anilinfarben doch auch hätten mitfärben müssen. Die gröberen Körner der Grenzschicht z. B. sind intensiv gefärbt. Auch die Lichtbrechungsverhältnisse müssten andere sein, falls in den Lücken der Maschen Körnchen gelagert wären. Die kreisrunden Lücken müssten heller, stärker lichtbrechend, auch an dem ungefärbten Präparat, hervortreten; sie erscheinen indessen matt, während die Gerüstfädchen, besonders bei Tinktion, scharf sichtbar sind. Kurz und gut, ich habe nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür gewinnen können, dass hier in der Dorsalschicht regelmässig angeordnete kleinste Körnchen (abgesehen von den Körnchen der Fädchen selbst) vorhanden sind. Vielmehr glaube ich, dass die Lücken der Gerüstsubstanz durchtränkt sind von derselben, wohl flüssigen Masse, welche auch die eingelagerten Kerne umgiebt. Die hellen Höfe, welche die Kerne umsäumen, werden abgeschlossen von membranartig erscheinenden, oft wie zerknittert (in den Osmiumpräparaten) aussehenden Theilen der Gerüstsubstanz, welche dieselben kapselartig umgeben, wie ich dies in den Golgi'schen Präparaten festgestellt habe. Das zerknitterte Aussehen beruht jedenfalls auf einer durch Schrumpfung des Gerüstwerkes bedingten Verunstaltung der Kapsel. Dass die hellen Höfe um die Kerne aber einer durch Schrumpfung des Gerüstwerkes bedingten Retraktion ihre Existenz verdanken, erscheint mir nicht wahrscheinlich.

In gleicher Weise stehen die Befunde, welche mir vertikale Durchschnitte der elektrischen Platte ergaben, durchaus im Einklange mit den bei Anwendung der Golgi'schen Methode erhal-

tenen Resultaten. Ich benutzte hierzu vorwiegend Material, welches in der oben angegebenen Weise mit Osmiumsäure fixirt wurde. Die kleinen Stücke wurden in Paraffin, das einen Schmelzpunkt von 56—58 Grad hatte, eingebettet. Es ist von grosser Wichtigkeit, ganz feine und genau vertikale Schnitte anzufertigen. Ich stellte mit dem Jung'schen Mikrotom Schnitte von 0,001—0,003 mm Dicke her, welche mit Eiweisslösung auf dem Objectträger aufgeklebt und ungefärbt oder nach vorausgegangener Färbung mittelst Anilinfarben oder Hämatoxylin in Wasser bei Immersion und guter Beleuchtung untersucht wurden. Ich betone, dass die Untersuchung in Wasser sehr wesentlich ist.

Von der Vertheilung der Nerven in den breiten interlamellären Räumen will ich hier absehen; es sei nur erwähnt, dass die Durchschnitte der feinsten marklosen Aeste, kurz bevor sie an das Netz herantreten, dem letzteren dicht an, aber ausserhalb desselben liegen.

Wenn man nun ganz dünne und genau vertikal ausgeführte Schnitte untersucht, so fällt am unteren (ventralen) Rande des Plattendurchschnittes eine breite dunkel-schwarzgraue Schicht sofort auf, welche sich sehr deutlich und scharf von der Umgebung abhebt. Diese Schicht besteht aus einer einfachen Reihe etwas ungleich grosser würfelförmiger oder auch etwas länglicher Stücke. Diese abgeplatteten Stücke sind durch helle Zwischenräume von einander getrennt; die Breite der Zwischenräume schwankt etwas. Diese Schicht, welche in dem Durchschnitt zu unterst in der Lamelle gelegen ist, stellt den Durchschnitt durch das Nervenendnetz dar.

Unmittelbar oberhalb dieser Lage dunkler Stückchen findet sich eine ganz schmale helle Linie, vielleicht nur eine optische Erscheinung, welche bedingt wird durch das starke Lichtbrechungsvermögen der Stückchen. In dieser hellen Saumlinie oder unmittelbar darüber sieht man nun bei genauer Einstellung sehr deutlich und scharf eine einfache Reihe gleich grosser, dunkler Pünktchen, welche nicht alle genau in gleicher Höhe liegen; ein Theil derselben befindet sich in unmittelbarer Nähe der Oberfläche der dunklen Stückchen. Von den entfernteren Pünktchen geht nun ein feiner, sehr wenig scharf hervortretender, fast schattenhafter kurzer Strich aus, welcher die Pünktchen mit dem Nervennetz in Verbindung setzt. Hierdurch wird eine kurze vertikale

Strichelung dieser Schicht bedingt, welche aber an dünnen Schnitten durchaus nicht so regelmässig und dicht ist, wie sie von den Autoren beschrieben wird. Als sogenannte „Palissadenzeichnung“ (siehe unten die Literaturübersicht) erscheint sie nur an dickeren Schnitten oder an optischen Durchschnitten bei Faltung isolirter Lamellen. Ich glaube auch, dass an etwas dickeren Schnitten die Pünktchen selbst das Bild der Strichelung wesentlich verstärken und in Folge ihrer starken Lichtbrechung in denselben als kurze Striche imponiren können. An den dünnen Schnitten kann man auch feststellen, was an dickeren nicht hervortritt, dass entsprechend den hellen Lücken zwischen den dunklen Nervennetz-Stückchen auch die feinen kurzen Striche fehlen, dieselben mithin nur mit den Nervennetz-Stücken korrespondiren. Die dunklen Pünktchen sind natürlich die Stäbchen-Kügelchen, welche in der Flächenansicht die Boll'sche Punktirung bedingen. Die Stäbchen selbst werden durch die zarten, undeutlichen, kurzen Striche repräsentirt. Bei den ausserordentlich kleinen Dimensionen und der äussersten Zartheit dieser Gebilde gelingt es auf dem Durchschnitt nicht, näheren Aufschluss über die Krümmungen und Zusammenlagerungen der Stäbchen zu gewinnen, wie es die Golgi'schen Präparate so ausserordentlich deutlich zeigten.

Sehr merkwürdig erscheint es mir, dass die Boll'schen Pünktchen auf dem vertikalen Durchschnitte allen früheren Beobachtern entgangen sind, obwohl sie doch so scharf hervortreten; nur Ciaccio erwähnt in seiner letzten Mittheilung (33), dass er die Pünktchen auch auf dem vertikalen Durchschnitte wahrgenommen hat.

An diese Pünktchen- und Stäbchenschicht schliesst sich nun in den Durchschnitten eine breitere Schicht an, welche ein gleichmässig graues, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, gleichmässig fein granulirtes Aussehen besitzt. Der Anschluss findet aber nicht unmittelbar statt, sondern wird gewöhnlich vermittelt durch eine sehr schmale helle Linie. In dieser grauen Dorsalschicht erkennt man nun bei genauer Untersuchung dasselbe Gewebe, wie es an den Golgi'schen Präparaten und den Osmium-Zupfpräparaten von mir beschrieben wurde. Man sieht zahlreiche kleinste, meist kreisrunde helle Stellen, welche von dunklen, sehr schmalen und zarten netzartigen Zeichnungen begrenzt werden; die Knotenpunkte der Gerüstnetzmaschen erscheinen

als dunkle Punkte, sodass hierdurch das fein granulirte Aussehen bedingt wird. Dorsalwärts ist die Färbung dieser Schicht eine Nuance dunkler, es scheint hier das Gerüstwerk etwas dichter gewebt zu sein. Ventralwärts, gegen die Pünktchenschicht hin, wird es etwas lockerer; hier an der Grenze zwischen dorsaler und ventraler (Nerven-)Schicht finden sich die schwarzgrau gefärbten, bei Schilderung der Flächenansicht näher beschriebenen, ungleich grossen Körner. Dieselben sind am zahlreichsten an der Grenze und in der untersten Lage der dorsalen Gerüstsubstanz, erstrecken sich aber auch häufig vereinzelt bis gegen die Mitte ihrer Dicke hin. Diese Körner und Körnerreihen erweisen sich auf den Durchschnitten als vollkommen isolirt liegende Gebilde, die mit keinem anderen Gewebsbestandtheil in sichtbaren Zusammenhang treten.

Auch die vertikalen Durchschnitte ergaben mir, selbst bei Anwendung verschiedener Färbungen, keinen Anhaltspunkt dafür, dass die feinsten Maschenlücken der Gerüstsubstanz von kugeligen Körnchen ausgefüllt sein könnten.

Sind die Lamellen geschrumpft, so beobachtet man bisweilen, dass in dem unteren Theil der dorsalen Schicht eine Verdichtung hervorgerufen wird, welche als dunkle breitere Linie erscheint, die noch verstärkt und verbreitert wird durch die eingelagerten dunklen Körner. Diese mehr unregelmässige Linie zieht parallel der Nervennetzschicht, von der letzteren nur getrennt durch den hellen Streifen, in welchem die Pünktchen und vertikalen Stäbchen gelegen sind.

Die Gerüstsubstanz wird dorsalwärts abgeschlossen durch eine schmale, stark lichtbrechende, sehr deutliche Linie, welche den Durchschnitt durch die dünne Dorsalmembran darstellt. Dorsalwärts davon, dieser schmalen Saumlinie dicht anliegend, trifft man auf dem vertikalen Durchschnitt zahlreiche durchtrennte feine Bindegewebsbündel an.

In Betreff der Kerne, welche die Lamelle dorsalwärts etwas vorbuchten, sei noch erwähnt, dass dieselben auf dem Durchschnitte durch Präparate, die mit Osmiumsäure oder Flemming'scher Lösung fixirt waren, ausser den 3—4 häufig ungleich grossen Kernkörpern, oft ein grobes Netz mit Verdickungen der Knotenpunkte desselben erkennen liessen. Hierdurch erhielten die Kerne oft ein grobkörniges Aussehen, was auch an den

Golgi'schen Präparaten nach Färbung derselben mit Alaunkarmin und Hämatoxylin häufig hervortrat.

Schliesslich will ich noch hervorheben, dass in den Zupfpräparaten nach Osmiumsäurebehandlung sich die dorsale Schicht, besonders an den Rissstellen der Lamellen, häufig von der Nervenschicht trennt. Dabei bleibt stets die Pünktchenschicht in innigem Zusammenhange mit dem Nervennetz, diese beiden lassen sich nicht von einander trennen. Mehrmals beobachtete ich aber, dass auch ein Theil der „Körner" der isolirten Nervenschicht anhaftete, während der andere Theil derselben in der Dorsalschicht verblieb. Die gegenseitige Verbindung der beiden Schichten ist demnach nur ein lockere. Es wollte mir indessen nicht gelingen festzustellen, wodurch und wie diese Verbindung vermittelt wird. Vielleicht treten die nach unten vorspringenden weiteren Maschen der Gerüstsubstanz, welche ich oben beschrieben habe, in Beziehung zu den gleichfalls in Maschen angeordneten Stäbchen des Stäbchennetzes, obgleich ich in den Golgi'schen Präparaten niemals eine direkte Verbindung beider Schichten gesehen habe.

Nach Allem kann man also in der elektrischen Lamelle eine ventrale und dorsale Schicht unterscheiden. Die ventrale setzt sich aus dem Nervenendnetz und dem Stäbchennetz mit den Stäbchen zusammen. Die letzteren liegen mit ihren Endkügelchen in dem sogenannten „Palissadensaume". Die aus dem elektrischen Netzgerüst-Gewebe bestehende dorsale Schicht wird dorsalwärts abgeschlossen durch die dünne Dorsalmembran, der aussen noch Bindegewebszüge aufgelagert sind.

Die Behandlung des frischen elektrischen Gewebes nach anderen Methoden, z. B. die Fixirung mittelst Flemming'scher Lösung, Palladiumchlorür, Salpetersäure von 3—5%, leisteten mir nun durchaus nicht mehr als die Fixirung kleinster Stückchen durch Osmiumsäure, im Gegentheil muss ich der letzteren Methode in jeder Beziehung den Vorzug geben.

Auch das lebensfrische Gewebe habe ich in indifferenten Flüssigkeiten untersucht, wenn mir auch zu einem eingehenderen Studium desselben das genügende Material fehlte. Doch konnte ich mich auch hier auf das bestimmteste von der Existenz des Nervenendnetzes, welches das oben beschriebene Aussehen zeigte und von dem Vorhandensein der Boll'schen Punktirung, die an der frischen elektrischen Platte sehr deutlich ist, überzeugen.

Bei ungenügender, nicht scharfer Einstellung, besonders an etwas dickeren Gewebsschichten bietet das Nervenendnetz häufig das oben bereits erwähnte Trugbild dar, als bestände hier eine Zusammensetzung aus hellen, durch undeutliche, verschwommene Grenzlinien getrennten Kügelchen; eine genaue Einstellung an isolirten Lamellen zeigt aber sofort, dass es ein Trugbild ist, das Nervenendnetz tritt dann stets sehr deutlich hervor. Bei einigem Verweilen der Präparate in der Zusatzflüssigkeit fand ich, dass die Stäbchenschicht ein eigenthümlich zottiges Aussehen erhielt.

Versuche mit Methylenblau nach dem von Dogiel angegebenen Verfahren wollten mir noch nicht glücken, wohl aus dem Grunde, weil mir nicht hinreichend Material zur Verfügung stand. Methylenblau färbte übrigens die 1—4 oft ungleich grossen Kernkörperchen sehr intensiv und liess dieselben in dem blass bleibenden Kerne sehr scharf hervortreten.

Literatur-Uebersicht.

Die Literatur über das elektrische Organ der Fische ist sehr umfangreich. Ich werde sie nur soweit berücksichtigen, als sie den Zitterrochen (Torpedo) betrifft und mit den von mir mitgetheilten Thatsachen in unmittelbarer Beziehung steht. Bei der Beurtheilung der Resultate, welche andere Forscher nach anderen Methoden erhalten haben, muss ich von den nach der Golgi'schen Methode von mir erhaltenen Befunden ausgehen; denn es kann der Golgi'schen Methode, wie die Erfahrung gelehrt hat und allgemein anerkannt ist, nicht der Vorwurf gemacht werden, Kunstprodukte und Zerrbilder zu liefern, wenn die damit erhaltenen Strukturzeichnungen so konstant auftreten und so scharf und bestimmt ausgeprägt sind, wie es im elektrischen Organ der Fall ist. Ich habe dabei alle Cautelen beobachtet, die ein so überaus zartes und vergängliches Gewebe, wie das elektrische, erfordert. Kleine Stücke des Gewebes wurden in der oben geschilderten Weise den lebenden Thieren ausgeschnitten und sofort in eine reichliche Menge des Gemisches von Osmiumsäure und doppeltchromsaurem Kali gebracht, so dass die fixirenden Flüssigkeiten auf das lebensfrische Gewebe einwirkten. Ich glaube

daher zu der Annahme berechtigt zu sein, dass die von mir erhaltenen Befunde in allen wesentlichen Punkten den Strukturen entsprechen, wie sie im lebenden Gewebe wirklich vorhanden sind. Man muss nur bei Beurtheilung der Golgi'schen Präparate vorsichtig sein und stets daran denken, dass sich nicht Alles gleichzeitig färbt und die Färbungen meist unvollständig ausfallen. Der letztere Umstand tritt besonders im elektrischen Organ hervor. Im Uebrigen habe ich, wie oben bereits erwähnt, auch die anderen Methoden nicht vernachlässigt; ich werde bei Besprechung der einzelnen Arbeiten darauf zurückkommen.

Um dem Leser bei der von mir geübten Kritik ein unbefangenes Urtheil zu gestatten, will ich die Arbeiten der Autoren meist wörtlich citiren. Diese Zusammenstellung kann zugleich einen Ueberblick über die interessante Geschichte unserer Kenntniss vom Bau der elektrischen Organe geben.

Die älteren Arbeiten von John Hunter (1), Delle Chiaje (2), Valentin (3) und Savi (4) können unberücksichtigt bleiben, da sie nur die gröberen Bauverhältnisse des elektrischen Organes behandeln. Es sei nur erwähnt, dass Savi zuerst die Zusammensetzung der elektrischen Prismen aus Lamellen („Diaphragmes") erkannt und die Nervenverästelungen auf den durchsichtigen Lamellen entdeckt hat.

Die grundlegenden Arbeiten über den feineren Bau des elektrischen Organes heben an mit den Untersuchungen R. Wagner's (6, 7, 8, 9), deren Resultate hauptsächlich in den Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 1847 veröffentlicht wurden (9). Wenn auch die Anschauung, zu welcher R. Wagner über die Anordnung und den Bau der elektrischen Lamellen („Kästchentheorie") gelangte, eine irrige war, so sind doch die Mittheilungen, welche dieser Forscher über den Verlauf und die Verzweigung der Nerven machte, um so werthvoller gewesen.

R. Wagner berichtete in seiner Arbeit (9) zuerst von dem merkwürdigen Zerfall der an jedes Prisma herantretenden Nerven in ein Büschel zahlreicher noch markhaltiger Aeste („Wagner'sches Büschel"; „Bouquet de Wagner" [Ranvier]). (l. c. p. 154): „Plötzlich an einer Stelle verliert das Mark seine doppelten Contouren und es entspringen hier eine grössere oder geringere Anzahl Aeste mit ganz feinen Würzelchen aus der Marksubstanz

und bilden hier ein Büschel, der sich jedoch durch seitliche Ausbreitung der Aeste, welche mit dem Stamm der Fibrillen verschieden grosse, zum Theil rechte Winkel bilden, bald zu einer Art Krone oder Dolde ausbreitet, von einer Seite gesehen auch oft ein kammförmiges Aussehen gewinnt. Die Zahl dieser Aeste ist verschieden; meist gegen fünfzehn, zuweilen zwölf. Weniger habe ich nicht gezählt, wohl aber öfters mehr, achtzehn, ja zwanzig, seltener noch mehr, bis auf fünf und zwanzig, welches die höchste von mir beobachtete Zahl war."

Sodann wurden von R. Wagner die weiteren Verzweigungen der Nerven und die eigenthümlichen, hirschgeweihartigen Ramifikationen ihrer Endäste sehr genau verfolgt, „Wagner's Geweihfasern". L. c. p. 157:

„Bei grosser Sorgfalt gelingt es, einzelne Aeste der Primitivfasern bis in alle ihre Endzweige zu verfolgen, und man überschaut dann die ganze Ramifikation allmählich mit der grössten Klarheit . . . . . Man bemerkt, dass jeder Hauptast eine Strecke verläuft und sich dann zuerst immer dichotomisch theilt. An jeder solchen Theilungsstelle wird die Markmasse des Astes dünner, blasser, verliert die doppelten Contouren und theilt sich in zwei dünne Schenkel, welche kurz darauf wieder dicker werden, ja den Durchmesser ihres Stammastes erreichen und wieder die zwei Contouren zeigen. Jeder solche Theilast theilt sich dann nach einiger Zeit wieder dichotomisch; die Aeste gehen unter mancherlei Winkeln ab, bald V-förmig, bald sehr gespreizt, und vertheilen sich in langen Bogen und wurzelförmigen Ausläufern auf die zierlichste Weise. Ueberall, wo Aeste abgehen, theilt sich auch die Scheide und bildet für jeden weiteren Zweig derselben einen weiten Ueberzug, durch welchen das Mark vom Muttergewebe des elektrischen Organes isolirt wird. Ueberall nimmt man auch Kerne wahr. Hier und da, aber doch selten, kommen auch dreifache Theilungen der Aeste vor, sonst ganz mit ähnlichen feinen Wurzeln, wie die zweifachen Theilungen entstehend.

Ich nenne diese Aeste, welche büschelförmig alle aus dem Terminalpunkt der Primitivfaser entspringen: Primitiväste oder Aeste erster Ordnung. Nachdem sie sich vielfach gespalten und verzweigt haben, wobei sie nur wenig im Durchmesser verlieren, gehen aus ihnen zuletzt dünnere Aeste hervor, an denen die

Scheide sich plötzlich enger anlegt und verschwindet. Von ihnen entspringen, gewöhnlich sehr gespreizt, viel feinere, blassere Aeste. Ehe noch dieselben abgehen, hat das Mark mit seinen doppelten Contouren aufgehört, ohne dass diese über einander zusammenfliessen. Ich nenne diese Aeste oder vielleicht besser Zweige: Aeste der zweiten Ordnung, Sekundäräste. Sie sind blasser, haben auch scharfe, aber feine Begrenzungen, die niemals doppelt, immer einfach erscheinen . . . . . Diese Aeste verzweigen sich sogleich hirschgeweihartig, werden sehr fein und enden, wie es scheint, frei und offen, entziehen sich aber bei einem Durchmesser von $^1/_{800}$—$^1/_{1000}$ Linie der weiteren Beobachtung . . . . . Jeder Sekundärast hat sein eigenes Gebiet und bleibt in einiger Entfernung von den Endverzweigungen der Sekundäräste anderer Primitivfasern."

Diese Art der Ramifikation hat R. Wagner sehr naturgetreu auf der bekannten, oft citirten Abbildung Fig. IIIB seiner Tafel zur Darstellung gebracht; sie ist in zahlreichen Abbildungen späterer Autoren (von Kölliker, M. Schultze, Boll, Ranvier und andere) stets bestätigt worden. An jedem frischen Präparat, deutlicher noch an Osmiumpräparaten ist es leicht zu sehen. Der gespreizte Verlauf, die bisweilen rückläufigen Biegungen der Sekundäräste auf dieser Abbildung verhalten sich genau so, wie in den Figuren 4, 5 und 7 meiner Tafel XXX, nur sind auf letzterer die Verzweigungen der Sekundäräste noch vollständiger zur Darstellung gekommen. Auf der Abbildung Wagner's erkennt man auch schon die Kerne der Zellen der Dorsalschicht und eine leichte Granulirung zwischen den Nervenästen.

Ueber die Enden der Sekundäräste hinaus vermochte R. Wagner die Nerven nicht zu verfolgen.

Hervorheben muss ich noch, dass schon R. Wagner betont, dass diese Nervenramifikationen niemals unter sich Anastomosen bilden. L. c. p. 159: „Sie bilden, so wenig als die Aeste der ersten Ordnung, ein Netzwerk; sie kommuniciren weder unter sich, noch mit den benachbarten Endzweigen." Wagner berichtigt hiermit die gegentheilige Behauptung Savi's (4), welcher sich dadurch täuschen liess, dass er keine völlig isolirten Lamellen, sondern übereinander geschichtete untersuchte und die letzteren für isolirte Lamellen nahm. Die Kreuzungen der überein-

ander gelegenen gröberen Nervenausbreitungen hatte Savi für wahre Anastomosen gehalten und ein Nervennetz der gröberen Nervenzweige als letzte Endigung angenommen.

Die Mittheilungen von A. Ecker (10) und H. Müller (11) bestätigten bald darauf die Angaben Wagner's über die Nervenverzweigungen, ohne Neues zu enthalten.

Die unrichtige Anschauung R. Wagner's von der Anordnung der elektrischen Lamellen wurde von Pacini 1852 korrigirt. Pacini (12) stellte zuerst die wahre Zusammensetzung des Inhaltes der Prismen in den Grundzügen fest. Nach seiner Beschreibung sind die Schichten der Gefäss- und Nerven-haltigen Flüssigkeit und die festeren Lamellen in einfacher Wechselfolge übereinander geschichtet. Die Nerven treten nur an die Unterseite der jedesmal nächst höheren Lamelle, um hier zu endigen, so dass jede elektrische Lamelle zwei Flächen besitzt, eine freie und eine mit Nerven in Verbindung stehende. Diese Flächen sind in jedem Prisma stets gleich gerichtet; die freie Seite sieht dorsalwärts, die mit Nerven versehene ventralwärts.

Wahrscheinlich ohne die Arbeit Pacini's zu kennen, veröffentlichte Remak im Jahre 1856 eine Abhandlung über die Nervenendigung im elektrischen Organ des Zitterrochens (13), welche, wenn auch kurz und ohne Abbildungen, so doch reich an trefflichen Beobachtungen ist. Remak hat eigentlich schon die meisten wesentlichen Bestandtheile des elektrischen Gewebes wenn auch nicht klar erkannt und nicht in jeder Hinsicht richtig erklärt, so doch in Andeutungen wahrgenommen. Es ist erstaunlich, dass dieser Forscher mit den damaligen Hilfsmitteln soweit vorgedrungen ist. Mit Recht zollt Ranvier diesen Beobachtungen Remak's Bewunderung, indem er sagt (l. c. p. 144): „Quand j'ai pris connaissance du travail de Remak, j'ai admiré plus que jamais la finesse et la sûreté d'observation de cet histologiste remarquable. Je ne comprends pas comment, sans objectifs suffisants, sans bons réactifs, malgré les nombreuses causes d'erreur qu'il avait à èviter, il a pu reconnaître" .... u. s. w.

Remak berichtigte zunächst, wie Pacini (12) schon vor ihm, die Auffassung Valentin's (3) und R. Wagner's (9) von der Zusammensetzung der elektrischen Prismen aus Kästchen. Nach Remak besteht das Prisma im Innern aus zahlreichen quergestellten Blättchen, welche sich wieder aus Schichten zu-

sammensetzen. An jedem Blättchen ist eine dorsale und eine ventrale Schicht zu unterscheiden; die letztere wird von den Nervenverzweigungen gebildet. 13, p. 469: „Man sieht klar, dass an jedem Blättchen, welches kaum $^1/_{500}$ L. in der Dicke messen dürfte, eine glatte und eine rauhe Seite zu unterscheiden ist. Die Blättchen liegen dicht auf einander, sodass immer die glatte Seite eines Blättchens der rauhen Seite des anderen zugewendet ist. Wenn ich nicht irre, ist die glatte Seite nach oben gewendet[1]). Sie wird durch eine durchsichtige, beinahe glashelle Membran gebildet, welche in grossen regelmässigen Entfernungen runde, kernhaltige Höhlen enthält. Diese Membran ist der festeste Theil des Blättchens: denn sie erhält sich, auch wenn durch schlechte Maceration die Nervenschicht verloren geht, welche die rauhe Seite des Blättchens bildet."

Möglicherweise hat Remak schon etwas von den gröberen Maschen der von mir beschriebenen Gerüstsubstanz in dieser dorsalen Membran gesehen, denn er sagt p. 471: „Beachtenswerth ist jedenfalls, dass ich zuweilen auch auf der glashellen Membran, nach Ablösung der Nerven- und Stäbchenschicht, eine feine matte Zeichnung von kleinen unregelmässigen Ringen oder eckigen Figuren unterscheide."

Ferner stellte Remak fest, dass sich die Nerven noch über die Enden der Wagner'schen Geweihfasern hinaus verästeln, indem er jedenfalls schon das Nervenendnetz wahrnahm; doch deutete er das Gesehene als einen Nervenplexus und schloss eine anastomosirende Verbindung der Nervenenden aus. L. c. p. 469: „Wagner's Beschreibung und Abbildung ist richtig, soweit sie die stärkeren Fasern betrifft. Allein die blassen Fasern brechen nicht so plötzlich ab, wie Wagner angiebt, sondern sie verästeln sich weit feiner, wie man an allen meinen Präparaten auf den ersten Blick sieht, und die Aeste werden so fein, dass man wohl versucht wird, zu sagen, dass sie dem Auge sich entziehen, und dass zwischen ihnen doch noch ein, wenn auch kleiner von

1) In diesem Punkte war Pacini (siehe oben) schon weiter gekommen. Auch hatte Pacini schon richtig erkannt, dass die Blättchen nicht „dicht auf einander liegen", sondern durch eine Flüssigkeit von einander getrennt werden, deren gallertige Natur von von Kölliker später festgestellt wurde.

Nerven freier „körniger“ [1]) Raum übrig bleibt. Allein es bedarf nur eines günstigen Lichtes, um an gut ausgespannten Stücken zu erkennen, dass der ganze scheinbar freie Raum von Nervenverästelungen ausgefüllt ist. Man sieht nämlich kleine runde oder eckige Figuren von kaum $^1/_{800}$ L. und darunter. Verfolgt man die zarten Contouren dieser Figuren, so sieht man, dass sie Aeste der Nervenfasern sind und dass sie nicht geschlossene Ringe bilden, sondern offene, indem die Fäserchen, deren Durchmesser ich auf weit weniger als $^1/_{1500}$ L. schätze, einander ebenso kreuzen, wie es die starken thun, und daher die ähnliche Täuschung hervorbringen, als bildeten sie netzförmige Anastomosen. An den Präparaten, welche ich mit doppeltchromsaurem Kali eingekittet habe, erscheinen die Zwischenräume zwischen den feinsten Fäserchen stellenweise wie helle runde Bläschen.“

Bei dieser Schilderung des so genauen und sorgfältigen Beobachters kann man sich einer gewissen Verwunderung darüber nicht erwehren, dass Remak bei diesen äusserst feinen, dünnen, in einer optischen Ebene liegenden Bildungen schon so sicher entscheiden will, dass die feinen Fäserchen sich kreuzen, also ohne gegenseitige Verbindung über einander und unter einander vorbeigehen, etwa wie die Rohrstreifen in dem Geflecht eines Rohrstuhles. Wie aus den Worten Remak's hervorgeht, gründet er sein Urtheil auch nicht auf optische Argumente, die durch Drehung der Mikrometerschraube geliefert würden und die gerade an diesem Objekt des elektrischen Nervennetzes beste Linsen und äusserst subtile Handhabung voraussetzen. Vielmehr kann es nur eine Annahme Remak's sein, zu welcher ihn wohl hauptsächlich die Geschichte des Savi'schen Nervennetzes (siehe oben) veranlasst hat.

Mag dem sein, wie ihm wolle, jedenfalls hat Remak schon die eigentlichen Nervenendigungen an der elektrischen Lamelle gesehen, wenn auch seine Deutung des Gesehenen eine nicht richtige war.

Ja noch mehr! Remak hat sogar schon die elektrischen Stäbchen und möglicherweise auch die Endkügelchen derselben

---

1) Vgl. Fig. IIIB der Abhandlung R. Wagner's, wo dieses „körnige“ Aussehen der Lamelle andeutungsweise schon angegeben wird.

wahrgenommen, wenn es von ihm auch nicht klar ausgesprochen wird. Doch konnte Remak über ihre Bedeutung und ihr Verhältniss zu den Nervenendigungen keinen Aufschluss erlangen. Die sehr beachtenswerthe Angabe lautet folgendermaassen, l. c. p. 470: „So wird die ganze rauhe Seite des Blättchens durch eine Nervenfaserverästelung von einer Feinheit und Dichtigkeit gebildet, wie sie bisher nirgends angetroffen worden ist. Es fragt sich aber nunmehr, wie die feinen Spitzen dieser Fäserchen enden. Zunächst ist zu beachten, dass in dem Maasse, als die kleinen eckigen Ringe, welche den Zwischenräumen zwischen den Endästen entsprechen, deutlicher hervortreten, auch der Anschein von „Körnchen", welche man sonst zu sehen glaubt, schwindet. So gelangt man schon durch die Flächenansicht zu der Vermuthung, dass das Ansehen von Körnchen entstehe durch knieförmige Umbeugungen der Endfäserchen, welche in senkrechter Richtung der glashellen Membran zustreben. Diese Deutung gewinnt an Boden, sobald man ein Blättchen faltet; alsdann bekommt die Falte den Anschein, als wenn feine Cylinderchen die Dicke des Blättchens bis zur glashellen Membran hin durchsetzten. Hier ist zwar leicht eine Täuschung möglich, insofern die in der Fläche laufenden Fäserchen bei einer gewissen Richtung der Falte ein ähnliches Ansehen werden bedingen können. Allein es scheint die pallisadenähnliche Stellung feiner Stäbchen nach der Dicke des Blättchens zu deutlich und zu beständig, um eine solche Täuschung zuzulassen. Doch bekenne ich, dass mich schon hier meine Mikroskope im Stiche lassen. Denn es handelt sich nunmehr noch darum, zu entscheiden, ob die feinen Stäbchen nichts weiter sind als Fortsetzungen der feinsten Nervenreiser, oder eine neue differente, etwa der Muskelsubstanz ähnliche Masse. Diese Frage muss ich deshalb aufwerfen, weil es mir zuweilen gelingt, die feinen Nervenreiser im Zusammenhange sich ablösen zu sehen und weil alsdann kurze in Körner zerbrechende Stäbchen herausfallen, welche in Festigkeit und lichtbrechenden Eigenschaften sich von den Reisern unterscheiden und wegen ihrer Leichtigkeit zuweilen Molekularbewegung zeigen. Andererseits habe ich die feinsten Fäserchen mit stösselförmigen Anschwellungen und abgestutzten Enden aufhören sehen."

Schliesslich fand Remak auch die Zellen des allerdings von ihm nicht erkannten interlamellären Gallertgewebes auf und

schloss mit Recht eine Verbindung derselben mit den Nervenfäden aus. L. c. p. 471: „Erwähnen muss ich noch, dass man bei Verfolgung der feinsten Nervenreiser stellweise auf sternförmige oder spindelförmige, mit grossen Kernen versehene Zellen stösst, welche dem Anscheine nach im Laufe der Nervenfasern sich finden. Die feinen fadigen, zuweilen verästelten Ausläufer jener Zellen hängen nicht mit den Nervenfasern zusammen, und unterscheiden sich überdies zuweilen von ihnen durch grössere Dunkelheit, ja sogar durch variköse Gestalt! Sie scheinen Bindegewebszellen zu sein."

Das Verdienst, die wichtigste Entdeckung in der Anatomie des elektrischen Organes gemacht zu haben, gebührt hier, wie auf so manchem anderen Gebiete, A. von Kölliker (14); ich meine die Entdeckung des Nervenendnetzes. Es gereicht mir zu besonderer Freude, dies aussprechen zu können, da gerade dieses Nervenendnetz ein merkwürdiges Schicksal gehabt hat; nur von wenigen Forschern wurde es anerkannt, die meisten Untersucher, vor Allem die neueren, haben es in Abrede gestellt.

Die von von Kölliker (14) entworfene Schilderung dieses Nervenendnetzes, welches von Remak allerdings schon gesehen, aber als solches nicht erkannt wurde, lautet folgendermaassen, 14, p. 8:

„Nachdem die Nerven der Septa die von Wagner so gut beschriebenen und so hübsch abgebildeten Verzweigungen eingegangen sind, enden sie keineswegs, wie es Wagner schien, frei und offen oder doch so, dass sie bei einem Durchmesser von $^1/_{800}$—$^1/_{1000}$‴ der Beobachtung sich entziehen, vielmehr lassen sich dieselben noch viel weiter verfolgen. Indem nämlich die Wagner'schen blassen Nervenenden an die granulirte Lage Remak's oder meine Tunica nervea herantreten und in dieselbe sich einsenken, lösen sie sich in ihr unter fortgesetzten dichotomischen Theilungen noch viel weiter auf, bis sie schliesslich nur noch 0,0005—0,0008‴ messen und diese feinsten Fäserchen treten dann endlich zu einem wirklichen Netzwerke zusammen, das die zierlichste und zugleich zarteste Bildung darstellt, die mir bis dahin im Bereiche der thierischen Gewebelehre vorgekommen ist. Man denke sich ein Netz von blassen, zarten Fäserchen von nicht mehr als 0,0005—0,0008‴, selbst darunter,

dessen dunkler aussehende rundlicheckige Maschen so eng sind, dass sie die Breite der Fasern nicht übertreffen, in dieses Netz überall eine sehr grosse Zahl von zarten Nervenbäumchen ausstrahlend, von denen jedoch keines die anderen berührt und anders als durch das Netz selbst mit ihnen zusammenhängt, endlich das Netz in der ganzen Ausdehnung einer Scheidewand ausgebreitet und die Nervenhaut derselben darstellend und man wird einen etwelchen Begriff von einem Verhalten haben, das keine Beschreibung und kaum eine bildliche Darstellung vollkommen wiedergeben kann. Dieses Netz ist nun aber auch so zart und vergänglich, dass dasselbe fast nur an eben getödteten oder wenigstens an ganz frischen Thieren (untersucht wurden von mir Torpedo narce und Galvani) vollkommen und rein zur Anschauung kommt, was mir denn auch zu erklären scheint, warum Remak dasselbe nicht gesehen hat und von freiem Auslaufen der letzten Nervenenden spricht. Remak nämlich, der, obschon er im Jahre 1853 in Triest Torpedines untersuchte und sammelte, doch erst im Jahre 1856 seinen Fund von einer noch weitergehenden Verästelung der Nerven in den Septis des elektrischen Organes bekannt machte, mochte denselben doch vorzüglich an den „in Triest in Sublimatlösung von 0,2 % und Chromsäure von 0,2 % macerirten und seitdem theils in Alkohol, theils in einer Mischung von doppeltchromsaurem Kali und Sublimat aufbewahrten Stücken" gemacht haben, von denen er angiebt, dass sie das von ihm Beobachtete fast ebenso klar, wie die frischen Stücke zeigen. Ist diese Vermuthung richtig, so hätte ich dann zu bemerken, dass Reagentien eine sehr verderbliche Einwirkung auf die beschriebenen Endnetze haben und dass selbst die gelungensten Chromsäure- und Sublimatstücke nur selten eine schwache Andeutung von dem zeigen, was man frisch sieht. Solche Andeutungen scheint in der That auch Remak gehabt zu haben, wenigstens spricht er von einem Anscheine von netzförmigen Anastomosen der feinsten Nervenenden, welchen er dann aber für eine Täuschung erklärt. Sollte Remak seine Anschauungen in der That vorzüglich an Chromsäure- und Sublimatstücken gesammelt haben, so finde ich es ganz begreiflich, dass er sich nicht anders ausspricht, denn ich weiss aus eigener Erfahrung, dass es an solchen fast unmöglich ist, die Ueberzeugung von dem Dasein von Endnetzen zu gewinnen und wäre ich auch selbst nie dazu gekom-

men, dieselbe bestimmt zu vertreten, wenn ich nicht meine Beobachtungen an ganz frischen Organen angestellt hätte."

Von Kölliker knüpft an diese Ausführung, welche ich absichtlich in ganzer Breite citirt habe, noch eine Bemerkung über die Zartheit und grosse Vergänglichkeit dieses Nervennetzes, eine Bemerkung, welche sehr zu beachten ist und von den Nachuntersuchern leider zu wenig berücksichtigt wurde. L. c. P. 9: „Es verändert sich nämlich — und das bitte ich alle die wohl zu beherzigen, die diese Verhältnisse nachuntersuchen werden — die Nervenhaut oder die Endnetze äusserst leicht in der Art, dass einzelne Theile der feinsten anastomosirenden Fasern zerfallen und aus der Verbindung mit den anderen sich lösen, und dann erhält man ein Bild von frei endenden Fäserchen, wie es Remak beschreibt."

In Fig. 1 der Tafel I seiner Abhandlung hat von Kölliker das Nervennetz mit einer hinzutretenden, sich verzweigenden Nervenfaser sehr zierlich bei nicht starker Vergrösserung abgebildet. Nerven und Nervennetz sind hell gezeichnet, die Zwischenräume zwischen den Maschen dunkel. Bei scharfer Einstellung mit starker Vergrösserung sehe ich aber das mikroskopische Bild gerade umgekehrt: die Maschen dunkel und die Lücken hell. Auch könnte in der Zeichnung der Anschein erweckt werden, als ob die Nervenverästelungen in dem Netz liegen, dasselbe unterbrechend, während in Wirklichkeit das Netz nicht unterbrochen ist und continuirlich über den Nerven hinzieht. Im Uebrigen würde sich diese Abbildung, falls man sie entsprechend vergrösserte, ziemlich genau mit meinen Zeichnungen decken, auch was die etwas verschiedene Grösse und Form der Lücken zwischen den Maschen anbetrifft. Nur sind die buckelförmigen Hervorragungen der Netzbalken und die hier und da auftretenden Seitensprossen nicht angegeben; es würde dafür auch die angewandte Vergrösserung nicht genügt haben.

Von den Stäbchen dagegen hat von Kölliker Nichts gesehen, wie er ausdrücklich hervorhebt. Pag. 10.

Was nun die weitere Zusammensetzung und Anordnung der elektrischen Lamellen betrifft, so unterscheidet von Kölliker an jeder Säule, abgesehen von den dickeren bindegewebigen, die ganzen Prismen umgebenden und dieselben von einander trennenden Hüllen:

1. die Scheidewände, Septen (die elektrischen Lamellen),
2. die seitlichen Wandungen,
3. die von je zwei Septen und den betreffenden Seitenwänden umschlossenen, einen mehr flüssigen Inhalt führenden Räume, die Fächer, Alveoli.

Der Inhalt der Alveolen ist eine fast flüssige Gallerte, in der ausser den Nervenverästelungen und den feinsten Blutgefässen keine weiteren Elemente als vereinzelte spindel- oder sternförmige Saftzellen (Bindegewebskörperchen) mit langen, feinen Auslänfern sich finden; die Saftzellen liegen hauptsächlich längs den nahezu feinsten, noch nicht anastomosirenden Nervenästchen, in der Nähe der Septen.

Die Höhe der Fächer oder der Abstand zweier Septen ist sehr niedrig.

Die Scheidewände (Septa) bestehen nach von Kölliker aus zwei dünnen Lagen, einer Haut, welche dieser Autor noch für bindegewebiger Natur hält, und einer Nervenhaut. Beide Häute sind schon an frischen Präparaten leicht zu unterscheiden und lassen sich an Chromsäure- und Sublimatpräparaten ohne Schwierigkeit in grosser Ausdehnung isoliren. Sie liegen an frischen Präparaten dicht beisammen und sind mit einander verklebt, ohne jedoch irgend eine Verbindung mit einander einzugehen. Die Nervenhaut besteht aus dem erwähnten Nervenendnetz und findet sich stets an der unteren (ventralen) Seite der Septen. Die obere Haut erschien von Kölliker noch strukturlos; sie schien ihm nur die von allen Autoren erwähnten, als Kerne oder Zellen bezeichneten Gebilde zu enthalten. Ueber die letzteren sagt der Autor, l. c. p. 5: „Man findet diese Gebilde regelmässig in jedem Septum als runde oder länglich runde, in grösseren Abständen befindliche Körper von 0,003—0,005‴ Grösse, die offenbar nichts als Kerne sind und auch neben einem hellen Inhalt ein deutliches Kernkörperchen führen. An frischen Septis sah ich nichts von Zellenwänden ausser an diesen Kernen, dagegen bemerkte ich solche ganz deutlich an Sublimatpräparaten in Gestalt lichter Höfe mit deutlichen Contouren, die jedoch lange nicht an allen Kernen deutlich waren, so dass ich vorläufig nicht wage, alle diese Gebilde als Zellen zu bezeichnen. Was nun die Lage dieser Elemente anlangt, so sieht man an Flächenansichten frischer Präparate so viel mit

Sicherheit, dass sie nicht in einer Ebene mit den feinsten Nervenausläufern, mithin nicht in der Nervenhaut liegen, und an Falten der Septa ergibt sich oft deutlich, dass sie in der Bindegewebslamelle ihre Lage haben, so dass sie an derselben leichte Verdickungen erzeugen." Doch stiegen von Kölliker hiergegen noch Bedenken auf.

Die von Kölliker'sche Entdeckung des Nervenendnetzes erhielt zwei Jahre später (1860) durch M. Schultze (15, 16) eine glänzende Bestätigung. Dies ist allerdings bis auf den heutigen Tag fast die einzige rückhaltlose Bestätigung geblieben. M. Schultze untersuchte gleichfalls das lebensfrische Gewebe und kam daher zu demselben Resultate wie A. von Kölliker. Der berühmte Autor sagt hierüber wörtlich 16, p. 25:

„Die Endverzweigungen sind nur im frischen Zustande des Organes zu sehen, lösen sich unter Quellungserscheinungen sehr bald nach dem Tode mehr oder weniger vollständig auf, und lassen sich, wie ich mit v. Kölliker behaupten muss, in keiner der bisher gebräuchlichen conservirenden Flüssigkeit in voller Integrität erhalten. Diese Endverzweigungen bestehen in einem dichten Netz anastomosirender Nervenfäden, welches in einer ununterbrochenen Schicht die Bauchseite der homogenen Plättchen bedeckt und auch mit dieser innig verbunden ist [1]).

In der That ist das von v. Kölliker an dieser Stelle entdeckte und vollkommen naturgemäss beschriebene Nervennetz so fein, dass unsere besten Mikroskope kaum ausreichen, dasselbe mit aller wünschenswerthen Schärfe zu studiren. Nur der höchsten Durchsichtigkeit des Objectes, welches so günstig zum Studium der Nervenendigung ist, wie nur möglich, und dem gänzlichen Mangel störender auf- oder untergelagerter anderer Elemente, vorausgesetzt, dass ein Plättchen vollkommen isolirt worden, ist es zu verdanken, dass wir hier im Stande sind eine Nervenverbreitung in situ und ohne künstliche Präparation so weit, als der jetzige Zustand unserer Mikroskope überhaupt erlaubt, zu verfolgen. Dennoch gelingt es auch bei Anwendung guter 400 bis

1) M. Schultze wollte es noch nicht gelingen, die beiden Schichten der elektrischen Lamellen zu isoliren, was z. B. an Osmiumsäurepräparaten sehr leicht ist.

500maliger Vergrösserung nur mit einer gewissen Anstrengung, die netzförmige Verbindung der Einzelfädchen und den Zusammenhang des Netzes mit den etwas dickeren Nervenfasern, welche alle ausserhalb der Ebene des Netzes, der Bauchseite des Fisches zu, liegen, deutlich wahrzunehmen. Nach längerer Vertiefung in den Gegenstand habe ich es dann unternommen, eine Abbildung des Netzes zu entwerfen und zwar der grösseren Deutlichkeit halber etwa drei Mal so gross, als ich es gesehen, also bei 1500maliger Vergrösserung gedacht, und vertraue ich, dass dereinst die Richtigkeit der Zeichnung bestätigt wird. An dieser ist das Nervennetz in der Ebene des Papiers gedacht, die eintretenden Nervenfasern ausserhalb derselben, dem Beobachter zugekehrt. Die an das dargestellte Stückchen Netz herantretende Nervenfaser ist eine marklose, an welcher schon keine vom Inhalte abstehende Scheide mehr wahrzunehmen ist. Dieselbe theilt sich in einen dickeren und einen dünneren Ast, deren jeder weiter sich verästelt in leicht gebogenem Verlaufe der Theilfasern, bis diese endlich mit ihren Endausläufern in das Netz übergehen."

Die von M. Schultze ausgeführte Zeichnung Fig. 3 auf der beigelegten Tafel I stellt das Netz mit ausserordentlich regelmässigen Maschen dar, ein Schematismus, welcher wohl dadurch bedingt wird, dass M. Schultze das Netz dreimal grösser gezeichnet hat, als er es wirklich gesehen. Fast alle Maschen sind gleich gross und gleich gestaltet, so dass das Ganze sehr steif und eckig aussieht. Nach meinen Untersuchungen muss angenommen werden, dass das Netz in dem lebenden Gewebe nicht so regelmässig und abgezirkelt ist. Auch habe ich an der Zeichnung auszusetzen, dass die Netzbalken im Verhältniss zu den Lücken zu schmal sind. Ebenso, wie von Kölliker, dessen Zeichnung meiner Ansicht nach dem natürlichen Verhalten näher kommt, hat M. Schultze die Netzbalken hell und die Zwischenräume dunkel gezeichnet, während ich es bei genauer Einstellung des frischen Gewebes bei starker Vergrösserung umgekehrt sah. In die Maschenlücken vorspringende Enden und Buckel erwähnt M. Schultze ebensowenig wie von Kölliker; auch die Abbildungen lassen nichts davon erkennen.

Jedenfalls ist das von von Kölliker entdeckte und von M. Schultze bestätigte Nervennetz identisch mit dem von mir

beschriebenen, nach der Golgi'schen Methode sich schwarz färbenden „Nervenendnetz", welches aber noch das von diesen Autoren nicht gesehene „Stäbchennetz" umfasst.

Ausser dieser Bestätigung enthält die Arbeit M. Schultze's noch Angaben über den feineren Bau des elektrischen Organes, welche mit meinen Ergebnissen durchaus im Einklange stehen.

Was zunächst die gröberen Verzweigungen der Nervenfasern anlangt, so berichtet M. Schultze darüber Folgendes: 16, p. 23: „Eine auffallend dicke bindegewebige Scheide mit hie und da eingebetteten längsovalen Kernen, wie sie R. Wagner schon abbildet, umhüllt die Fasern und findet sich, wenn auch allmälig bedeutend verdünnt, noch vor, wenn die Markscheide im weiteren Verlaufe der Fäserchen allmälig geschwunden ist. Die marklosen Fasern, welche aus den markhaltigen hervorgehen, sind in der That noch mit einer zarten Hülle versehen, an deren innerer Oberfläche auch noch hie und da längsovale Kerne vorkommen, wie A. Ecker zuerst beschrieb. Die Scheide gibt den Fasern eine Resistenz gegen den Einfluss macerirender Flüssigkeiten, welche marklosen Fasern an anderen Orten nicht zukommt." „Die Nervenfasern zeigen, soweit sich eine bestimmte Breite an denselben überhaupt noch sicher messen lässt, stets vollkommen parallele Contouren, nirgends im Verlaufe findet sich eine Ungleichheit der Dicke, eine Unsicherheit in der Begrenzung, eine Andeutung von Varikositäten." „Die in Rede stehenden marklosen Nervenfäserchen können aber auch künstlich nicht in variköse Fasern umgewandelt werden. Weder in Chromsäurelösungen verschiedener Concentrationsgrade, noch in Lösungen von doppeltchromsaurem Kali, Sublimat, Holzessig zeigen sie nach längerer oder kürzerer Aufbewahrung die Erscheinungen, durch welche die marklosen Fasern der Retina und anderer Sinnesorgane so ausgezeichnet sind, jene in verschiedenen Abständen sich wiederholenden spindelförmigen Anschwellungen, welche man auch an künstlich aus markhaltigen Fasern isolirten Axencylindern unter gewissen Umständen hervorrufen kann. Das Fehlen derselben an den marklosen Fäserchen der elektrischen Organe gibt mir einen Beweis mehr für die Annahme, dass diese auch in den feineren Zweigen noch eine Scheide besitzen, auch wenn eine solche nicht mehr als deutlich vom Inhalt abstehende Hülle erkannt werden kann.

Eine solche Scheide scheint nun aber an den letzten Endverzweigungen auch zu schwinden, wie wenigstens aus der bis dahin nicht vorhandenen, diesen letzteren allein eigenthümlichen höchsten Zartheit und Vergänglichkeit geschlossen werden muss." Hiermit stehen meine nach der Golgi'schen Methode erhaltenen Befunde durchaus im Einklange und kann ich diesen Ausführungen M. Schultze's nur beistimmen. Auch ich sah bei Anwendung der Golgi'schen Methode selbst an den feinsten Aesten der Geweihfasern niemals Varikositäten auftreten, die sonst gerade bei dieser Methode doch so regelmässig an den feinsten Nervenfäden beobachtet zu werden pflegen. Ich glaube daher, dass dies nur durch das Vorhandensein einer zarten Scheide bedingt wird. Dagegen habe ich nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, dass den Netzbalken des Nervennetzes eine solche Hülle zukommt, vielmehr schliesse auch ich aus der äusserst leichten Vergänglichkeit des Nervennetzes, dass hier die Nervensubstanz ohne jede Umhüllung im Gewebe liegt.

Die Dorsalschicht hält M. Schultze noch für homogen, doch konnte er eine membranartige Verdichtung ihres oberen Theiles nachweisen; wahrscheinlich ist dies schon die Dorsalmembran gewesen. Es gelang nämlich durch Maceration in Wasser von der Lamelle eine ganz feine persistirende Haut zu erhalten, welche, wie der Autor selbst sagt, „der dorsalen Oberfläche des Plättchens entspricht". L. c. p. 28: „Ausser den Kernen oder Zellen scheint der Platte jedes geformte Element abzugehen und die Intercellularsubstanz eine vollkommen homogene zu sein. Doch erkennt man bei aufmerksamer Beobachtung bald dunklere, bald hellere Molekularkörnchen in ihr zerstreut, doch nicht in grosser Zahl und auch nicht in bestimmter Anordnung, wie etwa in der elektrischen Platte von Malapterurus, wo solche Körnchen vornehmlich um die Kerne angehäuft liegen." Diese „Molekularkörnchen", welche M. Schultze zuerst ausdrücklich erwähnt, sind die sogenannten interstitiellen Körner der Dorsalschicht.

In Betreff der Kerne, welche in die Dorsalschicht eingebettet sind, wird bemerkt, dass sie in einem und demselben Plättchen oft etwas verschieden gross sind und der Abstand der einzelnen von einander etwas variirt. Nach M. Schultze liegen alle innerhalb der dorsalen Schicht, was von Kölliker noch

nicht mit voller Sicherheit entscheiden konnte. Da der Durchmesser der Kerne grösser als die Dicke der Lamelle ist, verursachen die eingelagerten Elemente kleine hügelartige Auftreibungen der Lamelle. M. Schultze spricht aber noch nicht klar aus (p. 27), dass es sich hier um Zellen handelt; er bezeichnet den „scharf begrenzten lichten Hof" um den Kern, den er an mit Reagentien behandelten Präparaten in vielen Fällen wahrnahm, als „Zellenhöhle". P. 35 heisst es allerdings, dass in der Grundsubstanz der elektrischen Platten von Torpedo „zum Theil wenigstens wirkliche Zellen liegen". Interessant ist die Bemerkung (p. 28), dass „die Kerne oder Zellen dieser Membran ihre Lage bei Druck, Zerrung oder bei Verletzungen der letzteren nicht verändern", eine Beobachtung, welche sich dadurch erklärt, dass die Zellen in den von mir nachgewiesenen Kapseln des Netzgerüstes lagern.

Wie in einer Anmerkung p. 30 und 31 ausdrücklich gesagt wird, gelang es auch M. Schultze nicht, die von Remak beschriebenen Stäbchen wieder aufzufinden.

Dagegen geht M. Schultze einen wichtigen Schritt weiter, indem er nachweist, dass die dorsale Schicht der elektrischen Lamelle nicht, wie A. von Kölliker noch wollte, bindegewebiger Natur ist, sondern vielmehr aus Eiweisssubstanzen besteht; er kommt zu dem wichtigen Resultat, dass seine „homogene Membran" (Dorsalschicht der Lamelle) als der wirksamste Theil des elektrischen Organes betrachtet werden muss. Indessen erkennt M. Schultze in ihr noch nicht ein specifisches Gewebe, hält dieselbe vielmehr, durch noch ungenügend bekannte Verhältnisse bei anderen Fischen verleitet, für „homogene Nervensubstanz".

Ueber Lage und Verlauf der Capillar-Gefässe innerhalb der Prismen wird schliesslich bemerkt, dass dieselben sich nur in dem interlamellären Gallertgewebe vorfinden; sie sind hier so vertheilt, dass sie nur neben den gröberen Nervenfasern, nicht aber in der Ebene der feinsten Endausstrahlungen und des Nervennetzes vorkommen. Dagegen bleiben die Capillaren bei der Isolirung der elektrischen Plättchen bisweilen auf der Rückenseite der letzteren haften.

Von den der Abhandlung beigegebenen Abbildungen auf Tafel I sind die Figuren 1, 3 und 5 sehr schematisch gehalten.

Das Schema der Figur 5 ist überdies nicht richtig, weil es auf der falschen Annahme beruht, dass die Nerven von dem Netz aus direct in die „hypothetische homogene Nervensubstanz" der dorsalen Schicht übergehen sollen.

Erst viele Jahre nach dem Erscheinen der Monographie M. Schultze's, im Jahre 1874, wurde durch die Untersuchungen von Fr. Boll (17, 18) unsere Kenntniss des elektrischen Organes wieder um eine neue interessante Thatsache vermehrt: die sogenannte elektrische Punktirung. Ihr Entdecker, welcher die Beobachtung an frischem und mit Osmiumsäure behandeltem Gewebe machte, berichtet darüber Folgendes, 18, p. 110: „Das von mir entdeckte Strukturverhältniss der elektrischen Platte liegt unmittelbar unter diesem Terminalnetz, d. h. betrachtet man (natürlich mit Immersionslinsen) eine elektrische Platte von der Bauchfläche und hat allmälig von oben her durch die gröberen Verästelungen der Nerven hindurch das Terminalnetz in den Focus gestellt, so genügt eine minimale Drehung der Mikrometerschraube, das Terminalnetz verschwinden zu machen und an die Stelle desselben die von mir entdeckte Struktur treten zu lassen. Es besteht diese Struktur in einer vollkommen regelmässigen und gleichartigen Punktirung; die ganze Fläche der elektrischen Platte erscheint in fast gleichen Abständen von feinen runden Punkten durchsetzt, die im frischen Präparate glänzend, im Osmiumpräparat dunkel gefärbt erscheinen. Man kann diese vollkommen regelmässige Punktirung lange völlig übersehen und unbeachtet lassen. Hat man sie aber einmal gesehen, so wird man in jedem Präparat auf's neue über die vollkommene Regelmässigkeit und Schönheit dieser Bildung, der ich aus dem ganzen Gebiet der Histiologie kein Analogon an die Seite zu setzen weiss, erstaunen.

Die Anordnung der dunklen Punkte, die im Allgemeinen durch gleichmässige Zwischenräume getrennt sind, scheint auf den ersten Blick eines bestimmten Princips zu entbehren, und es vergingen einige Tage, ehe ich das in dieser scheinbar ganz gleichmässigen Vertheilung der Punkte waltende Gesetz auffinden konnte. Der Grund hiervon lag darin, dass ich die erste Bekanntschaft dieses Netzes an solchen Osmiumpräparaten machte, an denen das Kölliker'sche Terminalnetz nur unvollkommen und schlecht zu sehen war. Als ich mich aber dem Studium frischer und der Untersuchung besser conservirter Osmiumprä-

parate, an denen das Terminalnetz erhalten war, zuwandte, wurde ich alsbald auf eine höchst interessante Beziehung meiner Punkte zu dem Terminalnetz aufmerksam. Um es kurz zu sagen: die Anordnung der Punkte reproducirt getreu die Configuration des über der punktirten Schicht gelegenen Terminalnetzes, so dass die Punkte den Balken des Netzes folgen und den Verlauf derselben nachahmen. Und zwar geschieht dies in der Weise, dass den einzelnen Netzbalken in der punktirten Schicht nicht eine einzelne Reihe oder Zeile von Punkten, sondern mehrere, meist 2 oder gar 3, unregelmässig gestellte Reihen von Punkten entsprechen."

Boll kommt Anfangs zu einer Erklärung der Punktirung, welche sich an die von Remak (siehe oben) beobachtete Palissadenzeichnung eng anlehnt. P. 112: „Auf Grund dieser Bilder gelangte ich gleich beim Beginn meiner Untersuchungen zu folgender Vorstellung über den Zusammenhang beider Bildungen, des Terminalnetzes und der von mir entdeckten Pünktchenreihen. Die einzelnen Balken des flächenhaft die Bauchseite der elektrischen Platte überziehenden Terminalnetzes tragen an ihrer unteren (d. h. dem Rücken zugekehrten) Seite ein System zarter stiftförmiger Fäserchen, welche senkrecht in die Substanz der elektrischen Platte eindringen und somit alle frei aufhören. Ich deutete mithin die Pünktchen als Querschnitte feinster Fäserchen."

Eine Stütze für diese Deutung suchte Boll in dem Querschnittsbilde der elektrischen Lamelle, in welchem er, gleich Remak, eine Streifung oberhalb der Nervennetzschicht wahrnahm. P. 114: „Durch meine Querschnittsbilder wird die Thatsache zur Gewissheit erhoben, dass die elektrische Platte (Dorsalschicht) nicht homogen ist, sondern zwei deutlich geschiedene Schichten besitzt, von denen die der Bauchfläche zugekehrte in ihrer ganzen Ausdehnung feingestreift erscheint, während die der Rückenfläche zugekehrte keine Spur der Streifung zeigt. Diese beiden Schichten sind an Dicke sehr verschieden und zwar beträgt ganz konstant die feinstreifige Schicht ein Sechstel der ganzen elektrischen Platte."

Fünf Seiten später in derselben Arbeit (p. 117) widerruft indessen Boll diese Deutung, bestimmt durch Einwände, welche M. Schultze ihm machte. Boll lässt es jetzt unentscheiden,

„ob die an der dem Rücken zugekehrten Fläche der Balken des Nervennetzes in so eigenthümlicher Regelmässigkeit angeordneten Elemente Pünktchen (feinste Körnchen) oder ob sie feinste stiftförmige Fäserchen sind, ob sie reine Kugelform oder die Form eines kurzen mit seiner Längsaxe senkrecht auf die Fläche der elektrischen Platte gestellten Cylinders besitzen". „Auch über die Art und Weise, wie diese Elemente mit den Balken des Kölliker'schen Terminalnetzes in Verbindung stehen", fährt der Autor fort, „wage ich keine Vermuthung und will auch die transscendentale Frage nicht weiter erörtern, ob diese Elemente „in" oder „an" dem Nervennetz, d. h. ob sie noch in der Substanz des Nervennetzes selbst oder bereits ausserhalb derselben an der unteren Fläche des Nervennetzes gelegen sind. Auf dem engen Raume von 0,0016 mm, um den es sich hier handelt und auf welchem durch eine einzige Drehung der Mikrometerschraube die Bilder des Terminalnetzes und der von mir entdeckten Punktstruktur in einander schwimmen, ist für eine motivirte Entscheidung dieser Frage in der That kein Raum."

Die Fig. 5 auf Tafel VIII der Boll'schen Arbeit (18) und Fig. 10 auf Tafel XV einer späteren Abhandlung (19) geben eine leidlich gute Anschauung dieser Punktirung, die von Boll zutreffend, so wie ich sie an frischen und mit Osmiumsäure behandelten Präparaten auch sehe, beschrieben wird.

Wie aus meinen obigen Untersuchungen hervorgeht, wird diese Punktirung ganz hauptsächlich hervorgerufen durch die gleichgrossen, runden Endkügelchen der freien Enden der elektrischen Stäbchen und Stäbchenkombinationen im Stäbchennetz. Bei weitem die meisten dieser Endkügelchen befinden sich im Niveau des Stäbchennetzes, weil die Stäbchen gebogen sind, sodass die meisten „Pünktchen" bei ein und derselben Einstellung gleichzeitig deutlich werden. Nur die Endkügelchen an den frei nach oben (dorsalwärts) gewandten Enden der vertikal gestellten Stäbchen befinden sich in etwas anderem Niveau, wovon man sich bei genauer Einstellung überzeugt. Die Niveaudifferenz beträgt die Länge der vertikal gestellten Stäbchen; die letzteren müssen bei etwas tieferer Einstellung als Querschnitte, also auch als Pünktchen, erscheinen. Da nun das Nervenendnetz mit seiner Hauptmasse unter (ventralwärts von) dem Stäbchennetz gelegen ist und mit den Netzbalken des letzteren über-

einstimmt, erklärt sich hieraus einerseits, dass die Boll'sche Punktirung bei etwas anderer (dorsalwärts gerichteter) Einstellung, als das Nervenendnetz scharf sichtbar wird, andererseits, dass die „Pünktchen" immer nur mit den Netzbalken des Nervenendnetzes korrespondiren, nicht aber in den Lücken desselben vorkommen. Es wäre hiermit also endlich eine zutreffende und genügende Erklärung der so viel besprochenen und mannigfach gedeuteten „elektrischen Punktirung" gegeben. Bei den folgenden Besprechungen werde ich daher auf diese Ausführungen mich nur zu beziehen nöthig haben.

Eine wichtige Bemerkung über den innigen Zusammenhang zwischen Terminalnetz und Pünktchenstruktur macht Boll noch in einer Anmerkung auf p. 117, indem er sagt: „Ganz besonders muss ich betonen, dass bei diesem Zerfall der elektrischen Platte in zwei Blätter (wie es schon von von Kölliker [siehe oben] beschrieben ist) ganz ausnahmslos die punktirte Schicht dem Kölliker'schen Terminalnetz folgt und niemals die Spaltung der elektrischen Platte etwa zwischen Terminalnetz und punktirter Schicht stattfindet, was gewiss auf einen sehr innigen Zusammenhang beider Bildungen hindeutet." Hieraus folgt, dass die Stäbchenschicht dem ventralen (nervösen) Theil der elektrischen Lamelle zuzurechnen ist.

Ueber die Struktur der dorsalen Schicht der elektrischen Platte bringt Boll nichts Neues, erwähnt aber schon die Bindegewebsfasern, die der dorsalen Fläche derselben ausserhalb dicht anliegen; nur verlegt er sie irrthümlich in das Innere der dorsalen Schicht. Die betreffende Stelle lautet: „In der fein granulirten Substanz des der Rückenfläche zugekehrten Blattes habe ich, wo dasselbe von dem Nervenblatt befreit zu Tage lag, bei sehr starken Vergrösserungen in der Fläche desselben sparsame, sehr feine, blasse, geschlängelte Fasern von dem Aussehen gewöhnlicher Bindegewebsfibrillen verlaufen sehen, ein Befund, der darauf hinweist, dass das Rückenblatt doch vielleicht nicht so ganz jeder differenzirten Struktur entbehrt, wie man bisher angenommen hat."

In seiner ersten Abhandlung (18) würdigt Boll auch das von Kölliker'sche Nervennetz einer eingehenden Besprechung und schliesst sich hier zunächst noch vollständig der Deutung an, welche sein grosser Meister, M. Schultze, demselben gegeben

hat. Auch erkennt Boll sehr richtig die Ausstände, welche an der schematischen Zeichnung M. Schultze's (siehe oben) gemacht werden müssen, indem er sagt (l. c. p. 109): „Nur das eine möchte ich in Bezug auf die Abbildung M. Schultze's hervorheben, dass die Maschenräume niemals so quadratisch erscheinen, wie M. Schultze sie gezeichnet, sondern durchweg verzogene und unregelmässige Rhomben mit spitzen und stumpfen Winkeln darstellen; auch sind die Balken des Netzes dicker und die Maschenräume im Verhältniss kleiner, als M. Schultze sie gezeichnet hat. Die Balken sind ganz allgemein ebenso breit, wie der schmale Durchmesser der rhombischen Maschen, sodass die ganze Bildung eine hohe Aehnlichkeit mit gewissen Formen der sogenannten gefensterten Häute der Arterienwandungen zeigt, Netzen, in denen Substanz und Lücken ungefähr den gleichen Raum einnehmen.

Diese beiden an der Idealabbildung M. Schultze's zu rügenden Fehler sind in der älteren und bei schwächerer Vergrösserung gezeichneten Abbildung Kölliker's vermieden. Hier ist die Flächenansicht der elektrischen Platte in der That genau so chagrinirt dargestellt, wie sie bei einer Vergrösserung, wie etwa Hartnack's VII und etwas darunter, erscheint, nicht regelmässig quadratisch gefeldert, sondern unregelmässig gefleckt. Auch ist die Chagrinirung insofern naturgetreu gehalten, als die hellen Maschenräume und die dunklen, dieselben umgrenzenden Netzbalken auch die gleiche Breite zu besitzen scheinen."

Entsprechend dieser Schilderung sind auf Tafel VIII der Boll'schen Abhandlung in den Figuren 2, 3, 4 und 7 Stücke des Terminalnetzes abgebildet, doch sind auch diese Netzzeichnungen noch zu regelmässig gehalten; auch sind in den Abbildungen noch keine vorspringende Buckeln und blind endigende Seitensprossen der Netzbalken zur Darstellung gekommen, die Boll im Texte auch nicht erwähnt. Indessen sind die Begrenzungen der Netzbalken in der Fig. 3 schon etwas unregelmässig angegeben.

Während Boll hier also noch ganz für die Existenz des Terminalnetzes eintritt, widerruft er einige Jahre später (20, 21, 22) diese seine Ansicht vollständig und bekehrt sich zu der gerade entgegengesetzten Meinung. In der späteren Abhandlung (1876) leugnet er auf Grund erneuter Untersuchungen die Existenz jeg-

licher Anastomosen der Nervenendverzweigungen und stellt die Behauptung auf, dass alle Nerven in der Nervenplatte mit freien Endästen aufhören. 21, p. 470: „Zunächst ist anzuerkennen, dass es sich in dieser Terminalverästelung des N. electricus nicht um ein gleichmässiges geschlossenes Netz, bestehend aus regelmässigen Balken und ebenso regelmässig geformten Maschen handelt, wie M. Schultze es beschrieben hat und auch ich noch in meiner letzten Arbeit es angenommen hatte, sondern dass die hier vorliegende Bildung einen von der eigentlichen Netzform sehr abweichenden Charakter trägt, indem die Nerven durchaus nicht regelmässig mit einander anastomosiren, sondern allenthalben mit freien Enden aufhören. Hierdurch wird es bedingt, dass von irgend einer bestimmten Form der Maschen, die M. Schultze als quadratisch und ich als verzogene Rhomben beschrieben habe, gar nicht die Rede sein kann, sondern dass diese, die nichts weiter sind als die zwischen und neben der Nervenverästelung ausgesparten Räume, eben jede mögliche Form werden annehmen können."

Während für Boll früher die Untersuchung des lebensfrischen Objectes und des Osmiumpräparates maassgebend war, stützt er seine neue Ansicht auf Silber- und Goldpräparate, bei deren Deutung er mit grosser Willkür verfährt.

Es dürfte hier am Platze sein, mein Urtheil über die Brauchbarkeit dieser beiden Methoden für die Untersuchung der elektrischen Platte abzugeben. Beide Methoden in mannigfachen Abänderungen oder auch deren Combinationen: erst Versilberung und dann Vergoldung und umgekehrt, sind ja auch von späteren Untersuchern vielfach in Anwendung gezogen, sodass ich nicht wieder darauf zurückzukommen nöthig habe. Ich halte diese beiden Methoden bei ihrer Anwendung auf das frische elektrische Gewebe nicht gerade für geeignet, die natürlichen Verhältnisse zur Demonstration zu bringen. Ganz besonders gilt dies für die Silbermethode. Es scheint ein zu starker Eingriff zu sein, lässt man Argentum nitricum in Lösung, oder in Substanz (Lapis-Stift), wie es von Ranvier (siehe unten) geübt wurde, auf das frische elektrische Gewebe einwirken.

Ich denke mir, dass in Folge der Einwirkung des ungeeigneten Reagens die Netzbalken am Stäbchennetz gerinnen und sich dabei aus ihrem gegenseitigen Zusammenhange zum Theil

lösen, sodass die mehr oder weniger zahlreichen freien, häufig abgerundeten und etwas angeschwollenen Enden entstehen. Ganz dieselbe Erscheinung tritt, wie es scheint, ein, wenn das leicht vergängliche Gewebe des Nervennetzes abstirbt. Man weiss daher nicht recht, ob manche Forscher nicht schon bei ihrer vermeintlichen Fixirung spontan aufgetretene postmortale Gerinnungen der zarten hüllenlosen Axencylindersubstanz des Nervenendnetzes zur Darstellung gebracht haben. Aus diesen Gesichtspunkten betrachtet, erklären sich die abweichenden Angaben der Forscher über freie Nervenendigung in der elektrischen Platte.

Um nun auf die Silbermethode zurückzukommen, so bemerkt Boll schon mit Recht (l. c. p. 469) „dass die reine Silbermethode insofern wenigstens absolut unzuverlässig ist, als niemals die Garantie einer wirklich naturgetreuen (negativen) Wiedergabe des Kölliker'schen Terminalnetzes besteht.“ Boll illustrirt dies an den Figuren 1, 2 und 3 der Tafel VIII seiner Abhandlung (21), welche nach verschieden gelungenen Silberpräparaten gezeichnet sind. Fig. 1 zeigt noch sehr reichliche netzartige Anastomosen der hell gebliebenen Netzbalken des Nervennetzes; in Fig. 2 sind die Anastomosen schon weniger reichlich, um endlich in Fig. 3 sehr spärlich zu werden. Mit Recht erklärt Boll diese Verschiedenheiten als bedingt durch die Reagenswirkung und bemerkt sehr richtig, l. c. p. 468: „Es ist sicher, dass die Configuration der Balken des Terminalnetzes überall in den elektrischen Platten eine vollkommen gleichartige ist und nirgends Verschiedenheiten zeigt, welche für das Zustandekommen so verschiedener Silberbilder verantwortlich gemacht werden können. Wenigstens ist es mit den zuverlässigsten Methoden — Untersuchung in Liquor cerebrospinalis und Osmiumsäure — niemals gelungen, irgendwelche lokale Verschiedenheiten im mikroskopischen Bilde der elektrischen Platten nachzuweisen, welches überall durchaus gleichartig erscheint.“

Wenn Boll nun aber die Untersuchung in Liquor cerebrospinalis und Osmiumsäure, die ihn zu der Erkenntniss der Existenz eines Endnetzes geführt hat, für die zuverlässigsten Methoden erklärt, warum lässt er sich durch die mit denselben erhaltenen Resultate nicht bei der Deutung seiner Silberbilder bestimmen? Boll erklärt vielmehr die negativen Silberbilder für um so „vollkommener“ (naturgetreuer), je weniger Netzverbin-

dungen und je mehr freie Enden sie aufweisen. Das „vollkommenste“ Silberbild würde also dasjenige sein, in welchem niemals eine wirkliche Anastomose, niemals eine geschlossene Masche sich vorfände. Boll bemerkt aber selbst (l. c. p. 473), dass „derartige vollkommene negative Bilder mittelst der reinen Silberimprägnation niemals von ihm erhalten wurden.“

Zu dieser willkürlichen Deutung der Silberbilder wurde Boll veranlasst durch die Resultate, welche ihm die Goldmethode lieferte. Was diese letztere anbelangt, so ist dieselbe ja weniger eingreifend, als die Silbermethode, indessen kann ich auch ihr nicht einräumen, dass sie geeignet ist, an dem zarten elektrischen Gewebe die feinste Struktur der Nervenendplatte naturgetreu zu konserviren, zumal wenn bei Ausübung derselben eine Säure angewandt wird und auf das frische Gewebe einwirkt. Denn schon von Kölliker hat nachgewiesen, dass Säurezusatz auf das Nervenendnetz sehr deletär wirkt. Dort, wo die Netzbalken am dünnsten sind, wird zuerst eine Continuitätstrennung derselben entstehen, die fortschreitet, je mehr und je intensiver das Reagens einwirkt, sodass schliesslich zahlreiche blind endigende Seitensprossen und nur wenig Anastomosen vorhanden sind. In der Nachbarschaft der zum Netz tretenden Nervenäste scheint die Continuitätstrennung der Maschen am wenigsten leicht zu erfolgen. Boll bediente sich nun einer schwach durch Essigsäure angesäuerten $^1/_2$procentigen Goldchloridlösung und erhielt daher in seinen Präparaten theilweise zerstörte Terminalnetze. Die Abbildungen 4—8, die theilweise sogar noch schematisch gehalten sind, stellen meist frei endigende Nervenverästelungen dar. Doch hat Boll jedenfalls auch in den Goldpräparaten oft genug Anastomosen der Nervenenden gesehen, wie z. B. Fig. 4 noch zeigt. Trotzdem will er eigenthümlicherweise Nichts davon wissen und möchte die Anastomosen gerne aus der Welt schaffen, ohne auch nur den Versuch zu machen, ihr Vorkommen in den Präparaten zu erklären. Boll scheint sogar seine Ansicht nur auf ein einziges Präparat zu stützen, was bei der so überaus unzuverlässigen Goldmethode unter Berücksichtigung meiner obigen Ausführungen wenig zu bedeuten hätte. L. c. p. 472: „Je vollkommenere und intensiver gefärbte Präparate ich erhielt, desto seltener konnte ich die Anastomosen nachweisen, sodass ich bald dazu gekommen bin, ihre Existenz völlig zu bestreiten und in den elektrischen

Platten von Torpedo ganz ausschliesslich die zuerst von Remak behauptete freie Endigung der Nervenfasern anzunehmen. Das entscheidende Präparat, welches mir jeden Zweifel in dieser Hinsicht benahm, ist in Fig. 7 wiedergegeben worden. An den tief braunroth gefärbten Nervenfasern sind ganz ausschliesslich nur freie Endigungen und niemals Andeutungen einer Verschmelzung mit einer benachbarten Faser wahrzunehmen."

Alles in Allem ist an dieser Arbeit Boll's befremdend, dass der Autor ohne genügende Motivirung und mit grosser Willkür bei Deutung der Thatsachen sich der seiner früheren Ansicht diametral entgegengesetzten Anschauung zuwendet. Dies ist zu bedauern, da Boll in seinen ersten Arbeiten schon weiter gekommen war. Der Umschwung findet vielleicht dadurch einigermaassen seine Erklärung, dass Boll im Jahre 1875 in Viareggio eine Zeit lang mit dem italienischen Forscher Ciaccio, welcher auf Grund der Goldmethode schon vor Boll die Existenz des Kölliker'schen Terminalnetzes in Abrede gestellt hatte, zusammenarbeitete und von demselben vielleicht beeinflusst wurde.

Ciaccio hat eine Anzahl von Abhandlungen (27—34 des Verzeichnisses) über den feineren Bau des elektrischen Organes von Torpedo veröffentlicht, von denen ein Theil theils früher, theils gleichzeitig mit den Publikationen Boll's erschien. Leider waren mir nur zwei davon zugänglich, da die übrigen in den deutschen Bibliotheken nicht vorhanden zu sein scheinen. Es sind dies die beiden letzten und jedenfalls wichtigsten Arbeiten (31 und 33) Ciaccio's, auf welche ich näher eingehen muss. Die früheren Aufsätze dieses italienischen Forschers enthalten, nach den Referaten Boll's über dieselben, welcher sie zum Theil bereits einer berechtigten Kritik unterworfen hat, und nach den Auszügen in den Jahresberichten zu urtheilen, jedenfalls nicht wesentlich von dem Verschiedenes, was die beiden von mir eingesehenen Arbeiten bringen. Besonders ist es die grössere in den Berichten der Akademie der Wissenschaften zu Bologna 1877 erschienene Arbeit Ciaccio's (31), welcher durch zahlreiche Abbildungen ein grösserer Werth verliehen wird. Indessen kann ich mich durchaus nicht mit Allem, was dieser Forscher berichtet hat, einverstanden erklären.

Nach Ciaccio soll sich die elektrische Platte aus 3 von

einander trennbaren Schichten zusammensetzen, einer zarten Stützmembran, einer Gefässschicht und einer Nervenlamelle. L. c. p. 387: „Per ciò che si appartiene alla piastra elettrica, io per me credo, secondo le mie osservazioni, ch'ella consti di tre parti differenti e separabili l'un dell' altra, cioè di una sottilissima lamina di sostegno, di vasellini capillari sanguigni e di una fitta intrecciatura nervosa."

Was zunächst die Gefässschicht anbetrifft, welche nach Ciaccio von den der dorsalen Fläche der Stützlamelle unmittelbar anliegenden Blutcapillaren gebildet werden soll, so muss ich dieselbe als Bestandtheil der elektrischen Platte entschieden in Abrede stellen. Wie schon M. Schultze (siehe oben) festgestellt hat, liegen die Gefässe ausserhalb des Gewebes der elektrischen Platte; sie werden von demselben getrennt durch die dünne Dorsalmembran, welche Ciaccio noch nicht kennt. Ich habe niemals innerhalb der elektrischen Platte selbst Capillaren angetroffen und kann daher nicht zugeben, die Gefässe als besondere Schicht der elektrischen Platte aufzufassen.

Es blieben daher nur die beiden Schichten der Stützlamelle und der Nervenschicht übrig.

Die Bezeichnung Stützlamelle („Lamina di sostegno") ist nun auch zu verwerfen. Wie oben von mir hervorgehoben wurde, ist es ein Verdienst von M. Schultze, nachgewiesen zu haben, dass die dorsale Schicht der elektrischen Lamelle nicht bindegewebiger Natur ist und einfach die Funktion einer „Stützlamelle" hat; vielmehr ist dieselbe als ein specifisches (elektrisches) Gewebe aufzufassen.

In der dorsalen Schicht will Ciaccio nun zwei verschiedene Arten von Zellen gefunden haben. Die eine Zellart sind die längst bekannten, schon von R. Wagner (siehe oben) abgebildeten, grossen, rundlichen oder elliptischen Kerne. Bei Behandlung des Gewebes mit Müller'scher Lösung sah Ciaccio, wie schon viele Beobachter vor ihm, helle Räume auftreten, die von einer feinen Membran begrenzt wurden.

In Betreff der zweiten Zellart sagt Ciaccio l. c. p. 388: „Quelli della prima specie hanno diversa figura, alcuni essendo fusati, altri triangolari, altri quadrangolati, altri in foggia di una pera, altri di figura irregolari. E in ciascuno di essi vi ha un

nucleo, più di sovente grosso, con entrovi un piccolissimo nucleolo, e intorno al nucleo, ora più, ora meno, ora appena un ombra di sostanza cellulare che si stende in lunghi fili o processi, via facendo, si partiscono varie volte, e quelli di un corpuscolo non di rado si veggono congiungersi con quelli di un altro. Il sito de' detti corpuscoli non è solamente nella lamina di sostegno, perochè ve n' ha di parecchi que son situati o nel medesimo piano o immediatamente sopra le fibre nervose pallide, alla cui guaina sovente stanno attaccati talora con solo il loro corpo, tali altra con soli i loro processi e tal' altra con quello e questi insieme; altri ma assai di rado, rasentano qualcuna delle fibre nervose midollari, alla cui seconda guaina aderiscono per via de' loro suddetti processi; altri, da ultimo fiancheggiano i vasi capillari sanguigni distribuiti per la piastra elettrica."

Ohne Zweifel sind dies die zelligen Elemente des interlamellären Gallertgewebes, die, wie schon Remak (siehe oben) erwähnt, oft den Verzweigungen der Nerven sich anschmiegen. Entschieden in Abrede stellen muss ich aber, dass diese Gallertzellen sich in der dorsalen Schicht („Lamina di sostegno") der elektrischen Platte zum Theil befinden, diese Schicht bleibt vielmehr gänzlich frei von ihnen! Es ist demnach durchaus irrthümlich von Ciaccio, wenn er diese Elemente als Bestandtheile des elektrischen Gewebes der Platte selbst aufführt, in demselben kommt nur die eine Art der grosskernigen Zellen vor.

In Betreff der Textur der „lamina di sostegno" äussert Ciaccio (l. c. p. 388): „La Lamina di sostegno è fatta di una particolare sostanza granosa e di sottilissime fibre di tessute connettivo, le quali fibre io le ho trovate tanto più numerose e manifeste, quanto più grandi erano le torpedini, da cui toglieva le piastre elettriche."

Diese „sottilissime fibre di tessute connettivo" sind jedenfalls die feinen Bindegewebsfibrillen und Fibrillenbündel, welche der Dorsalmembran aufliegen, sich aber schon ausserhalb der elektrischen Platte befinden, mithin derselben nicht mehr zugerechnet werden können.

Ciaccio macht aber weiterhin eine beachtenswerthere Bemerkung über die „particolare sostanza granosa", welche erkennen lässt, dass er das von mir beschriebene feine Netzgerüst wohl schon wahrgenommen hat. Die Stelle lautet (l. c. p. 390):

„Oltre di che nelle piastre elettriche tenute lungamente in una soluzione acquosa di acido picrico satura, ed anche in quelle colorate a fresco col carminio o con la fucsina, io ho osservato più di una volta tra i suddetti spazj albicci un reticolamento di fili delicatissimi o fibre che siano; le quali fibre insieme co' corpuscoli e i loro particolari spazii albicci, io credo che siano una particular sorta di tessuto mucoso o gelatinoso, il quale entra nella composizione della lamina di sostegno e si continua d'altra parte a quell' altra sostanza, ancor essa di natura gelatinosa, que riempie lo spazio che è tra l'un diaframma elettrico e l'altro."

Wie vorher schon von mir betont, darf dieses Gewebe aber nicht einfach als ein Schleimgewebe bindegewebiger Natur angesehen werden, sondern es stellt vielmehr ein eigenartiges, specifisches Gewebe dar. Auch muss ich in Abrede stellen, dass dasselbe mit dem interlamellären Gallertgewebe zusammenhängt; dagegen sprechen schon die so ausserordentlich bestimmten Färbungen dieses Netzgerüstes bei Anwendung der Golgi'schen Methode, die sich scharf nach oben und nach unten hin von der Umgebung absetzen.

Es erübrigt schliesslich noch, auf die Mittheilungen Ciaccio's über die Nervenschichte der elektrischen Platte einzugehen. Ciaccio nimmt in so fern einen eigenen, gewissermassen vermittelnden Standpunkt ein, als er netzartige Anastomosen der Netzbalken der von Kölliker'schen Terminalverästelung zugiebt, ausserdem aber zahlreiche, in die Lücken des Netzes hineinragende, blind endigende Nervenenden findet. Es scheint geboten, seine Ausführungen über diese „intrecciatura" (intextus der Lateiner), wie er die Nervenverästelung nennt, wörtlich zu citiren. L. c. p. 395 heisst es: „Così fatto intreccio, che non ha veruna somiglianza con ciò che volgarmente si denomina rete, ma piuttosto rassembra quelle capricciose e bizarre figure o pitture o lavori di rabesco, che gli vogliano dire, si compone di soli cilindri dell' asse più o meno appianati, i quali cilindri dell' asse serpeggiando e partendosi reiteratamente e a distanze brevissime finiscono parte con unirsi l'un l'altro insieme, e parte con estremità libere più o meno bitorzolate."

Ciaccio sieht aber nicht dieses Arabeskennetz, sondern die Boll'sche Punktirung als eigentliche Nervenendigung an:

„E ancorchè l'universalità degli odierni osservatori tenga questo intreccio come veramente finale, nondimeno io dalle mie osservazioni sono necessitato a non crederlo; ma credo invece che l'ultimo termine delle fibre nervose distribuite nella piastra elettrica è quella regolarissima punteggiatura, che constantemente si vede nella faccia di sopra del detto intreccio. La quale punteggiatura, scoperta e minutamente descritta dal Bol, ma nè da lui, nè da altri stata finora chiarita che cosa la sia, non è nelvero che una infinità di minutissime palline o bottoncelli, ciascuna delle quali sta attaccata all' estremità di una sottile e corta fibra che s'innalza dal piano de' cilindri dell' asse che compongono l'intreccio nervoso."

In Betreff dieser Kügelchen macht Ciaccio einen Vergleich, den ich wenigstens nicht unerwähnt lassen will: „E queste palline, che semplicemente toccano la superficie inferiore della lamina di sostegno, per la similitudine che, al parer mio, elleno hanno co' bottoni della bottiglia di Leyda, fanno sì, che come in quella, così l'elettricità, che si genera nell' organo elettrico delle torpedini si manifesti interrotta ed instantanea, anzi che in modo lento e continuo; la qual cosa forse averrebbe, se le dette fibrille, in luogo di essere terminate nelle loro sommità da piccole palline, terminassero nella medesima guisa che i denti, onde sono armati i pettini o mascelle della commune macchina elettrica."

Ciaccio meint mit Recht, dass die Kügelchen von anderer Beschaffenheit sind, als das Netz, weil sie sich anders färben und resistenter erweisen.

Für das Verständniss dieser Mittheilungen sehr werthvoll sind die Abbildungen, welche der Autor auf Tafel VI seiner Abhandlung in den Figuren 1—11 gegeben hat, worin seine „intrecciatura" der Nerven zur Darstellung gebracht wird. Wir müssen auf dieselben näher eingehen.

Die Abbildungen sind nach Präparaten gezeichnet, welche nach verschiedenen Methoden behandelt wurden. Fig. 1 entstammt einem einfachen Osmiumpräparat, Fig. 2—4 ist nach Osmiumbehandlung mit darauffolgender Hämatoxylinfärbung, Fig. 5—9 nach Behandlung mit Goldchlorid mit nachfolgender Imprägnation mit Argentum nitricum gewonnen; Fig. 10—12 endlich geben Negativbilder nach einfacher Silberimprägnation. Diese letzteren kann ich hier unberücksichtigt lassen, da ich die

Unzuverlässigkeit derselben bereits oben hervorgehoben habe. Dass es sich hier hauptsächlich um Zerrbilder handelt, zeigt ein Vergleich der Fig. 10 mit der Fig. 4.

Das meiste Vertrauen verdienen mithin die Abbildungen Fig. 1—4, weil sie nach der zuverlässigsten Methode (Osmiumbehandlung) gewonnen sind. Auffällig ist aber auch hier in den Präparaten, welche nach derselben Methode gewonnen sind, die Verschiedenheit in der Vollständigkeit der Netzbildung. Wie erklären sich diese Differenzen? Denn es ist wohl sicher, wie schon Boll (siehe oben) hervorgehoben hat und wie in meinen Golgi'schen Präparaten die Gleichartigkeit der Netzzeichnung des Stäbchennetzes und Nervenendnetzes bei gelungener Tinktion beweist, dass in der ganzen Nervenendplatte jeder elektrischen Lamelle die Art der Nervenverästelung und Nervenverbindung eine gleichartige ist. Ich erkläre mir dies durch die verschiedene Einwirkung der Reagentien. Ciaccio betont auch nicht, dass er das elektrische Gewebe stets dem lebenden oder doch frisch getödteten Thiere entnommen hat, was bei der Zartheit und leichten Vergänglichkeit der nackten Axencylindersubstanz sehr von Bedeutung ist. Ich habe dies oben schon mehrfach hervorgehoben.

Am vollständigsten gefärbt und meinen Befunden am nächsten kommend ist die Fig. 4 der Abbildungen von Ciaccio und zwar der ganze rechte Theil derselben. Dieser Theil zeigt ganz dasselbe regelmässige und vollkommene engmaschige Netz, wie ich es oben beschrieben und als dem Verhalten in vivo entsprechend erklärt habe. Nur in 3 Lücken dieser Netzmaschen ragt hier je ein kleiner, sprossenartiger, kurzer Fortsatz hinein; die blinden Endigungen sind also in dieser Zeichnung im Vergleich zu den geschlossenen Maschen sehr spärlich, ein Verhalten, wie es auch von mir gefunden wurde. Dass aber auch dieser Theil nicht mehr ganz vollkommen zur Darstellung gekommen ist, zeigen die schmalen Fäden, welche an 3 Stellen dieser rechten Hälfte der Zeichnung von einem Höcker durch die Maschenlücke zu einem anderen hingehen. Nach links hin in derselben Zeichnung werden diese Fäden zahlreicher, zum Beweise, dass hier das Netz schon etwas alterirt ist, nicht mehr ganz dem Verhalten in vivo entspricht. Diese Fäden sind nun zum grössten Theil entweder alterirte Netzbalken meines Stäbchennetzes oder dünn ausge-

zogene Netzbalken der Axencylindersubstanz des Nervenendnetzes, denen noch die Balken des Stäbchennetzes zu Grunde liegen; alterirt entweder dadurch, dass das Reagens nicht genügend eingewirkt hat oder dadurch bedingt, dass diese Netzbalken postmortal bereits verändert waren, als das eindringende Reagens sie erreichte. Dass diesen feinen Fädchen in der That mein Stäbchennetz, das nach den von Ciaccio angewandten Methoden nicht zur Darstellung gebracht werden kann, zu Grunde liegt, beweist der Umstand, dass bisweilen die Endknöpfchen meiner Stäbchen (Boll's Pünktchen) darin angetroffen werden, wie Ciaccio selbst hervorhebt und auch abbildet. In der Figurenerklärung zu Fig. 1 heisst es z. B. von diesen Fädchen: „Congiunture lineari tra una espansione e l'altra del cilindro dell' asse, in alcune delle quali congiunture talvolta si osserva a metà lunghezza un puntino del Boll."

Diese feinen Verbindungsfäden mit eingelagerten Endkügelchen der Stäbchen finden sich auch in den anderen Figuren derselben Tafel vor, welche mehr die „Arabesken"-Zeichnung aufweisen. Je weniger gut erhalten nun das Nervenendnetz in den Präparaten ist, um so reichlicher sind diese Fädchen; kommen auch sie nicht mehr zur Darstellung und fehlen ganz, so geht daraus die von Ciaccio beschriebene Arabeskenzeichnung hervor, wie ich sie auch in meinen nach der Golgi'schen Methode behandelten Präparaten oft angetroffen habe. Aus denselben wohl erwogenen Gründen wie dort, muss ich daher auch hier diese ausgeprägten Arabeskenzeichnungen Ciaccio's für unvollkommen conservirte, resp. unvollständig tingirte Nervenendnetze erklären.

Dass dem so ist, dass hier defect gewordene Nervennetze vorliegen, beweist schon die Figur 9 der Ciaccio'schen Tafel, welche einem Präparat entnommen ist, welches nach derselben Methode (Goldchlorid mit nachfolgender Argentum-nitricum-Behandlung) behandelt wurde, wie die vorhergehenden. Diese Figur zeigt genau dieselbe Arabeskenzeichnung, wie die anderen Figuren und auf den Maschen und Sprossen dieses Arabeskennetzes die tingirten Endkügelchen der Stäbchen. Ausser diesen auf den Ausbreitungen der Axencylindersubstanz vorhandenen Endkügelchen sind nun aber auch zahlreiche Stäbchenkügelchen in den grösseren Lücken zwischen den Maschen in Gestalt gleich

grosser, isolirt liegender Pünktchen sichtbar. Und doch sollen, wie schon Boll mit Recht hervorhebt (siehe oben) und wie man an dem frischen und dem tadellos conservirten Präparat sieht, diese Pünktchen ausschliesslich nur auf den Netzbalken und niemals in den Lücken dazwischen vorkommen! Wie erklärt sich nun dieser Befund in der betreffenden Zeichnung? Ciaccio macht auch nicht einmal einen Versuch, dies zu erklären. Unzweifelhaft liegt hier wieder ein unvollkommen erhaltenes Nervenendnetz vor, was nach der vorausgegangenen Behandlung mit Goldchlorid nicht befremden kann. Bei dieser Behandlung ist das Stäbchennetz ebenso wenig wie die Substanz der Stäbchen bis auf ihre Endkügelchen zur Darstellung gekommen; nur die letzteren geben die Lage des (unsichtbaren) Stäbchennetzes an. Von einem Theil der Maschen des unsichtbaren Stäbchennetzes hat sich nun die zarte Axencylindersubstanz zurückgezogen, so dass die ursprüngliche Ausdehnung des Nervenendnetzes nur noch durch die isolirt sichtbaren und wohl nicht mehr in ihrer vollständigen Zahl gefärbten Endkügelchen der Stäbchen angedeutet wird.

Wie Ciaccio ferner berichtet, werden diese scheinbar isolirt liegenden Knöpfchen hier und da mit den Netzbalken des Nervennetzes durch sehr feine, kurze Fäden verbunden. In der Tafelerklärung zu Fig. 9 sagt Ciaccio von diesen isolirten Kügelchen (ppp der Zeichnung): Pontini di Boll, che in realtà non sono altro che piccolissime pallottoline attaccate alle punte di cortissime e sottilissime fibre.“ Ciaccio schliesst aus diesem Befunde, dass die Boll'schen Pünktchen Kügelchen darstellen, welche durch Vermittelung feinster Häärchen, wie Stecknadelköpfe, den Nervenendverzweigungen eingepflanzt sind. Nach meinen Untersuchungen ist diese Anschauung dahin zu verbessern, dass die Boll'schen Pünktchen die Endkügelchen der Stäbchen und Stäbchenkombinationen darstellen, welche einem besonderen Netz, dem Stäbchennetz, eingepflanzt sind. Die feinen kurzen Fädchen, an welchen Ciaccio die Pünktchen befestigt sah, wie auch ich es in den Golgi'schen Präparaten bei unvollständiger Färbung beobachtete, sind die geschrumpften, missgestalteten Mittelstücke der Stäbchen, welche weniger resistent und von anderer Beschaffenheit sind, als ihre Endkügelchen. Ich habe diese nicht unwichtigen Befunde Ciaccio's so aus-

führlich besprochen, weil auch andere Beobachter in die gleichen Irrthümer verfallen sind.

Nur eine Angabe des italienischen Forschers in dieser Arbeit muss ich noch erwähnen. Ciaccio berichtet nämlich, dass er auch netzförmige Anastomosen der Nervenverästelungen, bevor sie sich in das Endnetz auflösen, wenn auch sehr selten beobachtet hat (l. c. p. 394). Ich muss dies bestreiten. Nach meinen Beobachtungen, wie auch schon R. Wagner (siehe oben) hervorgehoben hat, verzweigen sich die Nerven innerhalb des Prismas bis zum Endnetz rein dichotomisch, oder höchstens selten durch Dreitheilung; Nervenanastomosen dieser Art kommen aber hier nicht vor.

Die letzte mir zugängliche Abhandlung (33) Ciaccio's über die elektrische Platte von Torpedo (1888) ist mehr eine Wiederholung der Resultate seiner früheren Arbeit; ich brauche daher nicht so ausführlich auf dieselbe einzugehen.

Der Autor definirt zunächst die Begriffe „Plexus" und „Netz", was bei der herrschenden Verwirrung in der Auffassung der Nervenendausbreitung an der elektrischen Platte (vergl. unten W. Krause) gar nicht so überflüssig erscheint (33, p. 433):

„Je dis donc, que les histologistes modernes, principalement les Allemands, donnent le nom de plexus à cette terminaison des nerfs dans laquelle il y a seulement accollement des fibres et de réseau à celle dans laquelle il y a union des fibres entre elles."

In Betreff der Nervenendverästelung hält Ciaccio an seiner früheren, von mir besprochenen Anschauung fest. Nur mit Bezug auf die Verbindung der Netzmaschen unter sich fügt er noch etwas hinzu, was ich hier erwähnen muss. Es heisst dort: „Mais outre les filaments d'union, qui sont indubitablement de nature nerveuse, car ils montrent les mêmes granulations extrêmement fines, le pointillé que présentent les cylindres-axes, j'ai réussi à découvrir un autre mode d'union, qui se fait par l'intermédiaire de certains filaments, fins, arrondis et homogènes, lequels ne peuvent être vus que quand la susdite lamelle nerveuse a été séparée et isolée des plaques nerveuses préalablement colorées par l'acide osmique à 2 pour 100 et tenues en maceration pendant quelques jours dans l'alcohol au tiers.

Ce second mode d'union, qui n'a pas été vu par d'autres observateurs avant moi, je le crois d'origine et de nature con-

nectives, parcequ'il se produit par des prolongements, qui naissent des cellules connectives que l'on voit souvent superposées aux fibres nerveuses pâles, soit avant, soit après que celles-ci se sont dépouillées de leur seconde gaîne. Ces prolongements, qui dans leur trajet se divisent et se subdivisent, viennent tantôt raser et tantôt embrasser dans une spirale les fibres pâles et les accompagnent jusqu'à leurs dernières ramifications."

Es ist ja richtig und schon lange bekannt, dass die feinsten, oft beträchtlich langen Ausläufer der interlamellären Gallertzellen die Nerven begleiten, denselben sich eng anschmiegend, wie schon Remak gesehen hat. Auch findet man die letzten Ausläufer oft unmittelbar unter dem Nervennetz. Dass die Ausläufer aber eine Beziehung zu dem Nervennetz selbst eingehen und Verbindungsfäden der Axencylinder-Netzbalken liefern, habe ich niemals gesehen und auch keinen Anhaltspunkt dafür gewonnen.

Bald nach den ersten Publicationen Ciaccio's erschien eine kurze Mittheilung Ranvier's über die Nervenverästelung in der elektrischen Platte (1875, 35 und 36). Dieser ausgezeichnete Forscher kommt hier zu dem Schluss, dass das von Kölliker'sche Nervennetz nicht existirt und die Nerven frei endigen (35, p. 1277): „On arrive à se convaincre que le réseau décrit et figuré par Kölliker, par M. Schultze et par F. Boll n'existe pas, et que la terminaison des nerfs se fait dans la portion nerveuse de la lame électrique par une série de branches, à l'extrémité desquelles il existe des boutons, comme Remak l'a indiqué autrefois. Ces branches et leurs boutons terminaux dessinent d'élégantes arabesques couvertes d'un granulé fin et régulier décrit par Remak[1]) et par Boll, et dont je ne dirai rien de plus dans ce travail."

In seinen so anziehend geschriebenen Vorlesungen über die Histiologie des Nervensystems (38, vgl. auch 37 und 39) entwirft Ranvier dann später eine ausführliche, sehr eingehende Schilderung des feineren Baues der elektrischen Platte, modificirt aber seine frühere Anschauung sehr wesentlich dahin, dass er neben freien Nervenendigungen Anastomosen der Nervenendäste zugibt.

1) Wie oben ausgeführt wurde, hat nicht Remak, sondern Boll die Punktirung entdeckt; ein Irrthum, den Ranvier später bereits selbst verbessert hat (Leçons sur l'Histologie du système nerveux, 1878, p. 103).

Zu dieser Einschränkung wird Ranvier veranlasst durch Befunde, welche er nach verschiedenen Methoden erhalten hatte. Zunächst zog er die Silbermethode in Anwendung, betont aber ausdrücklich und sehr mit Recht die Unzuverlässigkeit derselben; er legt diesen Befunden auch nicht zu grosses Gewicht bei. Auf p. 143 ist ein negatives Silberbild dargestellt. Der Umstand, dass die Verzweigungen der Nerven sehr schmal sind, im Verhältniss zu den sehr breiten dunkel gefärbten, unregelmässigen Zwischenräumen, beweist schon, dass diese Bilder dem natürlichen Verhalten nicht mehr entsprechen und die zarten Nervenendigungen durch die Einwirkung des Reagens auf das frische Gewebe wesentliche Veränderungen erfahren haben müssen. Ranvier sagt über diese Silberbilder (l. c. p. 144): „Quoi qu'il soit possible de suivre les contours d'arborisations terminales complètes où toutes les mailles sont ouvertes, on en rencontre cependant d'autres où, en examinant attentivement, on distingue des mailles fermées, soit que le nitrate d'argent ait épargné une portion du fond située entre deux bourgeons libres, soit que réellement il y ait des anastomoses entre les rameaux de l'arborisation. Comme, d'autre part, il n'est pas absolument certain que le nitrate d'argent n'ait pas coloré quelques portions des terminaisons nerveuses et n'ait par conséquent pas interrompu des mailles fermées qui existaient réellement, il reste sur l'exactitude absolue de la disposition observée un certain doute, malgré que les préparations soient parfaitement nettes et claires. Pour écarter ce doute, nous ferons de nouvelles préparations au moyen de méthodes différentes."

Die andere Methode, der Ranvier mit Recht Vertrauen schenkt, ist die Behandlung mit 1-2procentiger Osmiumsäure. Indessen genügt die einfache Behandlung mit Osmiumsäure nicht; denn obwohl die Axencylinder-Verzweigungen bei den Rochen durch Einwirkung dieses Reagens gefärbt werden, so erscheint Ranvier diese Färbung nicht intensiv genug, um bei der Feinheit der Bildung mit voller Sicherheit zu entscheiden, ob Anastomosen vorliegen. Der Forscher nahm daher noch nachträgliche Färbung der fixirten Stücke mit Goldchlorid und Hämatoxylin vor.

Die nachträgliche Färbung mit Goldchlorid, welche auf dem Objectträger bewerkstelligt wurde, ergab in den Präparaten

gleichfalls Anastomosen der Nervenenden. L. c. p. 150: „Examinons une préparation faite suivant cette méthode, et portons notre attention sur les dernières ramifications nerveuses. Nous les verrons se terminer en boutons. Nous remarquerons aussi des anastomoses, mais plus rares que dans les préparations faites à l'aide du nitrate d'argent. Nous distinguerons sur l'arborisation terminale la ponctuation que nous connaissons, et en même temps nous observerons des points colorés par l'or disséminés entre les branches de l'arborisation."

Mit Recht bezweifelt Ranvier aber auch die Zuverlässigkeit dieser Goldmethode, indem er sagt: L. c. p. 150: „Nous trouvons donc dans ces préparations la confirmation des résultats fournis par l'application du nitrate d'argent, mais elles sont encore sujettes à bien des objections. L'action des sels d'or est en effet si variable que certaines parties pourraient avoir été colorées sans appartenir à l'arborisation nerveuse, tandis qu'inversement des branches nerveuses de celle-ci seraient demeurées incolores. Par conséquent, les mêmes doutes dont je vous ai parlé à propos des préparations à l'argent persistent encore."

Ich möchte noch hinzufügen, dass das Goldchlorid wohl nur dann noch nachträglich die Osmiumsäurepräparate färbt, wenn die Osmiumsäure nicht stark eingewirkt hat; eine schwache und langsame Osmiumeinwirkung garantirt aber keine gute Fixirung. Ranvier scheinen auch nur wenige Goldpräparate nach dieser Methode gelungen zu sein.

Aber auch die nachträgliche Färbung der Osmiumpräparate mit Hämatoxylin nach dem Ranvier'schen Verfahren ist für dieses zarte Gewebe nicht einwurfsfrei. Man muss sich eben stets an die Methoden halten, um die unter sich abweichenden Resultate der Forscher richtig beurtheilen zu können, um so mehr, wenn es sich um so zarte Dinge handelt, wie es die nackten Axencylinderverzweigungen der elektrischen Platte sind. Die leichte Vergänglichkeit derselben ist Ranvier auch sehr wohl bekannt, denn er sagt von derselben, l. c. p. 152: „Les liquides exercent une action perturbatrice sur les dernières ramifications nerveuses et altèrent la forme de ces organes délicats. Il n'y a guère que l'acide osmique qui conserve cette forme dans toute son intégrité."

Ranvier verfuhr nun bei seinen Hämatoxylin-Färbungen

der elektrischen Platte in der Weise, dass er in das elektrische Gewebe eine interstitielle Injection von 1procentiger Osmiumsäure machte. Die schwer eindringende Osmiumsäure wird dann nur das Gewebe der nächsten Umgebung schnell und gut fixirt haben[1]). Die so behandelten Gewebstücke wurden dann einfach in eine 2procentige wässerige Lösung von Ammonium bichromicum auf mehrere Tage oder mehrere Wochen gelegt. Ranvier benutzte nun für die Tinktion nicht die elektrischen Lamellen, welche durch intensive Schwärzung anzeigten, dass sie gut fixirt seien, weil sich diese mit Hämatoxylin nachträglich nicht färbten. Vielmehr benutzte er die Lamellen, welche an der Grenze des Bereiches der Osmiumsäureeinwirkung sich befanden. Es erscheint mir unwahrscheinlich, dass gerade diese gut fixirt gewesen sind, zumal bald nach der Injection die Stücke nicht weiter in Osmiumsäure, sondern in die Lösung von Ammonium bichromicum kamen. Man könnte nun ja allerdings auch mir den Einwand machen, dass die Lösung von Osmiumsäure und Kali bichromicum bei Anwendung der Golgi'schen Methode diese zarten Nervenendigungen nicht naturgetreu fixirt. Es wirkt aber hier die Osmiumsäure gleichzeitig mit der 3procentigen Kali bichromicum-Lösung, die ein besseres Reagens, als die 2 Procent-Lösung von Ammonium bichromicum, für diese Gewebe darstellt, allseitig auf kleinste Stücke des elektrischen Gewebes ein. Durch diese Bedenken veranlasst, habe ich auch bei meinen Untersuchungen für den einen Theil der präparirten Stücke einen doppelt grösseren Zusatz der Osmiumsäure genommen. Wie die oben von mir genau analysirten, bei Anwendung der Golgi'schen Methode häufig auftretenden defecten Nervennetzzeichnungen in der That zeigen, erfolgt aber selbst dann nicht immer eine vollkommene Fixirung des Nervennetzes.

Schon diese Bedenken, welche gegen die hier angewandte Methodik Ranvier's zu erheben sind, lassen die Resultate dieses Forschers zweifelhaft erscheinen. Die Färbung mit Hämatoxylin ergab Ranvier ein ähnliches Ergebniss, wie die Goldmethode, l. c. p. 153: „A un grossissement de 500 à 600 diamètres, vous verrez l'arborisation terminale violette, très-nette-

1) Hierzu kommt, dass, wie Ewald (48, p. 5) feststellte, Injectionsmasse nur in die Räume zwischen den Säulchen eindringen, dagegen nicht zwischen die sie aufbauenden Plättchen.

ment délimitée, se détacher sur les parties intermédiaires à peine colorées. En suivant les ramifications nerveuses, vous reconnaîtrez que presque toutes se terminent librement, mais vous observerez aussi quelques anastomoses. Ces dernières sont moins nombreuses que sur les préparations au nitrate d'argent, mais elles existent réellement.

Les points, qui correspondent aux cils électriques vus de face sont colorés en bleu, et s'aperçoivent, de même que dans les préparations au chlorure d'or, non-seulement sur toutes les ramifications terminales, mais encore, en dehors de ces ramifications, dans la substance intermédiaire."

Die volle Sicherheit, dass diese gefärbten Präparate Ranvier's ungenügend fixirte, postmortal stark veränderte Nervennetze zur Anschauung gebracht haben, gibt ein Blick auf Fig. 4 der Tafel V des Ranvier'schen Werkes (38), in welcher ein Stück der elektrischen Lamelle nach Behandlung mit Osmium, Ammonium bichromicum und Hämatoxylin dargestellt ist. Abgesehen davon, dass sich die Nerven aus ihrer Continuität bis auf wenige noch bestehende Anastomosen gelöst haben, sind die Nervenäste zu schmal, mit zu regelmässigen Begrenzungen, die unregelmässigen Zwischenräume zu breit gezeichnet, um nur einigermaassen dem Bilde gut fixirter Osmiumpräparate zu gleichen. Der sicherste Beweis, dass es sich hier um Entstellungen des Nervennetzes handelt, wird endlich dadurch geliefert, dass, wie Ranvier von diesen, wie von seinen Goldpräparaten ja auch hervorhebt, in den freien Räumen zwischen den Nervenverzweigungen zahlreiche Boll'sche Pünktchen zur Darstellung gekommen sind, eine Erscheinung, deren Bedeutung ich bei der Kritik der Befunde Ciaccio's schon hinreichend besprochen habe.

Mehr Glück hat Ranvier mit der Deutung der Boll'schen Pünktchen gehabt, die er nicht für den optischen Ausdruck aufrechtstehender Stäbchen oder Fäserchen hält, wie Boll Anfangs anzunehmen geneigt war, vielmehr erklärt er sie sehr richtig als bedingt durch Endanschwellungen von Stäbchen; die letzteren, deren Existenz Ranvier wohl nur aus dem Durchschnittsbild der elektrischen Lamelle erschlossen hat, nennt der Forscher „cils électriques". L. c. p. 139: „Ils présentent un renflement terminal, et c'est à ce renflement bien plus qu'au corps même du cil qu'est due la ponctuation de Boll." Wenn Ranvier

aber sagt, dass diese „cils électriques" auf dem verticalen Durchschnitte durch die elektrische Lamelle alle in gleichem Abstande stehen, so ist dies nicht richtig, es erscheint nur an dickeren Schnitten so. Fertigt man aber hinreichend dünne Schnitte an, so sieht man, dass die Stäbchen nur den Nervennetzmaschen entsprechen, also nicht gleichmässig vertheilt stehen. Es ist dann in der That der Fall, was Ranvier postulirt, p. 154: „Or, s'il y avait des cils électriques seulement au-dessous des différentes ramifications nerveuses, ils devraient former des groupes, entre lesquels on pourrait distinguer des espaces intermédiaires qui en seraient dépourvus". Um nun zu erklären, dass die Endkügelchen der „cils électriques" auch in den Räumen zwischen den „arborisations" in der Flächenansicht der elektrischen Platte sichtbar sind, greift Ranvier zu der gezwungenen und nicht richtigen Deutung, dass am Rande der Nervenäste die „cils électriques" schräg eingepflanzt seien und mit ihren Endknöpfen in die freien Räume überhängen. „Il faut donc admettre, pour expliquer la régularité des palissades, que les cils qui sont sur les bords et aux extrémités des ramifications nerveuses sont très-légèrement obliques en dehors, de manière que leurs boutons terminaux, empiétant un peu sur les espaces intermédiaires toujours très-petits, arrivent à être aussi rapprochés de ceux de la branche voisine, qu'ils le sont les uns les autres . . . . . et c'est ce qui explique pourquoi nous apercevons un certain nombre de points en dehors des arborisations terminales. Ils correspondent aux boutons des cils implantés obliquement." Dass dem nicht so ist, geht aus meinen obigen Ausführungen hervor.

Bei der Untersuchung der frischen elektrischen Platte hat Ranvier sich wohl zu sehr von seinen nach obigen Methoden erhaltenen Resultaten leiten lassen, constatirt aber auch hier das Vorhandensein von Anastomosen. Noch eine erwähnenswerthe Beobachtung machte Ranvier an den Verzweigungen der Nervennetzäste am frischen Präparat, l. c. p. 155: „On remarque qu'elles deviennent claires, quand on éloigne l'objectif, obscures quand on le rapproche. Elles se comportent donc comme des corps convexes plus réfringents dans un milieu moins réfringent." In der That sind die abgeplatteten Netzbalken auch etwas convex mit abgerundeten Seitenrändern.

Auf die umfassenden Beobachtungen Ranvier's über die

gröberen Aeste der elektrischen Nerven will ich hier nicht eingehen; es sei nur erwähnt, dass von ihm festgestellt wurde, dass die äussere Nervenscheide der Nervenäste mit einer ringförmigen Umbiegung plötzlich aufhört, nachdem die Myelinscheide schon vorher ihr Ende erreicht hat. Von hier ab scheint im elektrischen Organ bei Anwendung der Golgi'schen Methode die Färbung der Nerven zu beginnen; centripetal davon habe ich niemals Nervenfärbungen in den Prismen gesehen (siehe oben den Text).

Was endlich die Zusammensetzung der elektrischen Lamelle anbelangt, so unterscheidet Ranvier folgende Schichten, l. c. p. 137:

1. „Une première couche, que j'appellerai lamelle nerveuse, divisée elle-même en deux portions: la superficielle formée par l'arborisation terminale, la profonde par les bâtonnets correspondant aux palissades de Remak, ou à la ponctuation de Boll; cils électriques.
2. Une seconde couche intermédiaire.
3. La troisième couche, anhiste et d'une grande minceur, située immédiatement au-dessous de la précédente, doit être désignée sous le nom de lamelle dorsale.
4. La quatrième couche, couche connective, n'appartient pas à la lame électrique proprement dite. Elle est constituée par des fibres de tissu conjonctif très-grêles qui s'entre-croisent de manière à former un treillis resistent.

Bei dieser Unterscheidung ist es das Verdienst Ranvier's, auf den dorsalen Abschluss des elektrischen Gewebes durch die „lamelle dorsale", Dorsalmembran, hingewiesen zu haben, eine Membran, welche schon von M. Schultze (s. oben) isolirt wurde.

Mit Bezug auf den zelligen Inhalt der zweiten Schicht trifft Ranvier aber wohl nicht das Richtige, indem er die hellen Räume um die Kerne für Kunstprodukte hält und die zellige Natur dieser Gebilde bestreitet. L. c. p. 134: „La zone claire qui parfois se forme autour des noyaux est due à un retrait de la substance qui les entoure." Ranvier wird zu dieser Annahme dadurch veranlasst, dass er bei Anwendung der unbeständigen Silbermethode um die Kerne herum keine hellen Höfe auftreten sah. Im Widerspruch hiermit habe ich bei geringer Einwirkung der Silbernitratlösung in den Präparaten öfters die hellen Höfe gesehen.

Gegenüber den Publikationen von Boll, Ciaccio und

Ranvier hatte Rouget (41, 42, 43, 44, 45) einen schwierigen Stand, welcher ziemlich gleichzeitig mit den genannten Autoren für das von Kölliker'sche Terminalnetz sehr energisch eintrat und dasselbe auch zuerst auf photographischem Wege zur Darstellung brachte. Dieser französische Forscher bediente sich derselben Methoden, wie Ranvier, erkannte und vermied aber die Fehlerquellen, die zur Entstellung des Nervenendnetzes führen. Bemerkenswerth ist, dass ihn (in seiner ersten in den Comptes rendus, Paris, 1876 erschienenen Publication (42)) gerade die viel besprochene Silbermethode zu der Ueberzeugung brachte, dass es sich um ein Nervennetz handelt. L. c. p. 918: „Les fibres nerveuses se dépouillent de toute enveloppe et ne sont plus constituées que par des cylindraxes nus, dont les éléments se dissocient pour constituer le réseau. Celui-ci, dans son ensemble, présente une grande analogie d'aspect, avec une feuille d'arbre dépouillée de son parenchyme par maceration.

Quant aux terminaisons par des extrémités renflées en bouton, vues par M. Ranvier, on peut les observer, en effet tant sur des préparations traitées par le nitrate d'argent que sur celles qui ont été soumises à imprégnation par le chlorure d'or seul. Mais on a toujours affaire alors à des préparations défectueuses, dans lesquelles la continuité des mailles du réseau est interrompue."

In einer zweiten Mittheilung (43) in welcher über fortgesetzte Untersuchungen des frischen und mit Reagentien behandelten electrischen Gewebes von Torpedo berichtet wird, urtheilt Rouget über die Methodik Ranvier's folgendermaassen (p. 103): „Le procédé d'injection interstitielle employé par M. Ranvier ne m'a jamais donné, soit seul, soit suivi de l'imprégnation par le chlorure d'or, que des préparations défectueuses et impropres à déceler la véritable disposition de l'expansion terminale des nerfs électriques. L'immersion de petits fragments de l'organe électrique pris sur l'animal vivant dans des solutions d'acide osmique de 1—2 pour 100, où ils séjournaient pendant un ou deux jours, m'a permis au contraire d'obtenir des préparations où se montrent avec une netteté parfaite non seulement les terminaisons nerveuses en réseaux, mais tous les éléments constituants des disques électriques". Hierin kann ich Rouget nur beipflichten.

Auch in einer dritten Arbeit (44) kommt Rouget auf

Grund zahlreicher angewandter Methoden zu dem Ergebniss, dass ein geschlossenes Terminalnetz besteht (39 p. 486): „Les apparences de terminaisons en boutons ou extrémités libres, qui peuvent se montrer çà et là dans toutes les préparations, se rattachent manifestment au réseau, dans les photographies agrandies, par des prolongements qui échappent à l'observation directe. Les solutions de continuité des mailles que l'on observe dans les préparations traitées à l'état frais par l'azotate d'argent ou le chlorure d'or ne sont pas constantes et résultent de l'action nuisible ou irrégulière du réactif."

Was Rouget aber über weitere von diesem Nervennetz ausgehende Nervenfortsetzungen sagt, ist unrichtig und auch sehr unklar (l. c. p. 487): „Vus par la face ventrale de la lamelle nerveuse, les filaments qui circonscrivent les mailles sont lisses et à bords réguliers: en examinant, au contraire, la lame nerveuse complétement isolée par sa face dorsale, ces mêmes filaments présentent une surface irrégulière, hérissée de prolongements qui se montrent, dans certains cas, disposés en séries régulières sur les bords des filaments d'où ils se détachent comme les barbes d'une plume. Ces fibrilles font corps avec les filaments du réseau, elles émanent de sa substance: ce sont des fibrilles nerveuses élémentaires, qui, paralléles les unes aux autres, se dirigent perpendiculairement au plan de la lame nerveuse, de la face ventrale vers la face dorsale, et à ce niveau se réunissent en arcade et constituent un dernier réseau, véritablement terminal d'une régularité admirable, dont les mailles et les filaments ont à peine le quart des dimensions du réseau d'origine de la face ventrale (réseau terminal de Kölliker). L'ensemble des deux réseaux nerveux et des prolongements qui les unissent constitue une couche spongieuse réticulée, à mailles de grandeur décroissante de la face ventrale à la face dorsale, dans laquelle tous les éléments nerveux s'anastomosent en arcade et se fusionnent, sans qu'on y rencontre une seule extrémité libre."

Diese „prolongements" oder „fibrilles nerveuses élémentaire" Rouget's, die dem Nervennetz aufsitzen, sind ohne Zweifel die elektrischen Stäbchen, die Rouget aber als solche, d. h. als besondere Bestandtheile, noch nicht erkannt hat, ebenso wie ihm die Endkügelchen derselben, welche die Boll'sche Punktirung hervorrufen, entgangen sind. Die Angabe aber, dass sich diese „prolongements" zu einem zweiten viel feineren Netz arkadenartig

vereinigen sollen, ist falsch und beruht auf einer Täuschung. Es scheint, mir, dass Rouget das feine Netzgerüst des dorsalen Abschnittes der elektrischen Platte gesehen und für eine zweite netzförmige Nervenendigung irrthümlich gehalten hat. Die Bezeichnung desselben als eine „couche spongieuse réticulée, à mailles de grandeur décroissante de la face ventrale à la face dorsale" lässt darauf schliessen.

Was Rouget sonst noch über diese dorsale Schicht (substance conjonctive) sagt (43 p. 805), ist zu unklar und auch zu wenig zutreffend, um darauf näher einzugehen.

Zu der genau entgegengesetzten Ansicht, wie Rouget, bekennt sich wieder Babuchin (46, 47), welcher gelegentlich seiner entwickelungsgeschichtlichen Studien über das elektrische Organ von Torpedo bemerkt, dass es sich in der elektrischen Lamelle um kein Netz, sondern „um eine reiche Terminalverzweigung der elektrischen Nerven" handelt. Indessen sagt Babuchin nicht, auf welche Gründe er diese seine Ansicht stützt, seine Angabe kann daher hier auch keine weitere Berücksichtigung finden.

Mit dem Modus der Nervenverbreitung im elektrischen Organ beschäftigt sich eine Arbeit von Ewald (1881), welcher in der Art der Nervenverästelungen an den elektrischen Platten bestimmte, physiologisch wichtige Gesetzmässigkeiten sieht (48). Ueber seine physiologischen Schlussfolgerungen möge man die Kritik Du Bois-Reymond's in Carl Sachs' Untersuchungen am Zitteraal p. 416 vergleichen. In Betreff der Nervenendigung schliesst sich Ewald der Auffassung von Ciaccio und Ranvier an, ohne im übrigen über die Struktur der Nervenplatte Neues beizubringen. Erwähnenswerth ist nur, dass Ewald in seinen Silberpräparaten, bei denen der richtige Grad der Silbereinwirkung getroffen war, „recht häufig" Anastomosen der Nervenenden beobachtete; er spricht die Vermuthung aus, dass die Zahl der Netzverbindungen im frischen Zustande eher noch grösser als kleiner gewesen sein muss.

In neuester Zeit hat W. Krause einige Abhandlungen über den feineren Bau der elektrischen Platte von Torpedo (49, 50, 51) publicirt.

In seiner ersten Arbeit (49) unterscheidet W. Krause an der elektrischen Platte:

1. Die elastische Dorsalmembran.

2. Die Gallertsubstanz mit Kernen, Körnchen u. s. w.
3. Den Palissadensaum, in der Flächenansicht als Punktirung erscheinend, die von ihm „Palissadenpunktirung" genannt wird.
4. Das (scheinbare) Netz von Terminalfasern, von ihm als „Terminalplexus" bezeichnet.
5. Die von Adventitia und Neurilemm (sog. Schwann'scher Scheide) bekleideten, blassen, marklosen Nervenfasern.
6. Die ebenso bekleideten aber markhaltigen, doppelt-contourirten Nervenfasern nebst den capillaren Blutgefässen und sternförmigen Bindegewebszellen.

Wir müssen auf die Ausführungen W. Krause's über diese einzelnen Theile näher eingehen, da ich mich durchaus nicht mit Allem einverstanden erklären kann.

Vor Allem gilt dies für die Terminalverzweigung der Nerven. W. Krause kehrt zu der ursprünglichen Auffassung Remak's zurück, indem er sagt (l. c. p. 289): „Der von Kölliker entdeckte und als Terminalnetz beschriebene Terminalplexus ist nur scheinbar ein Netz. Hierin haben Remak und Boll Recht gegenüber andern Beobachtern, namentlich Ciaccio und Ranvier, die wenigstens zuweilen vorkommende Anastomosen der freien Axencylinder aufrecht halten wollen. Die Silbernitratmethode lässt bei richtiger Ausführung darüber keinen Zweifel. Mit anderen Methoden (Ueberosmiumsäure und Hämatoxylin oder Säurefuchsin, Goldchlorid u. s. w.) findet man neben freien Endigungen häufig genug auch Anastomosen. Aber die in der Flächenansicht breit aussehenden letzten Terminalfasern sind zugleich abgeplattet und sehr dicht gedrängt, sie überkreuzen sich und das entstehende Netz ist eben so wenig reell, wie das scheinbare Endnetz der blassen, noch von Neurilemm bekleideten Nervenfasern, wie es schwächere Vergrösserungen zeigen. Nur sind stärkere Linsen erforderlich, um das scheinbare Endnetz in einen terminalen Plexus aufzulösen, aus welchem überall frei und abgerundet endigende Terminalfasern austreten."

Zunächst hebe ich hervor, dass die Methode, auf welche W. Krause sich stützt, die Silbermethode ist, deren Unzuverlässigkeit und Unzulänglichkeit an diesem Object gerade dies Resultat W. Krause's beweist, wenn man dasselbe vergleicht mit den nach derselben Methode erhaltenen Ergebnissen anderer

Autoren (vgl. z. B. Boll und Ewald!!). Die bezügliche Abbildung, welche W. Krause seiner Abhandlung (49) auf Taf. IV in Fig. 4 beigefügt hat und auf welche er sich beruft, beweist nun das genaue Gegentheil von dem, was dieser Autor behauptet. Man sieht in der Figur zahlreiche netzförmige Anastomosen, deren Substanz kontinuirlich in einander übergehend gezeichnet ist; von einer Ueberkreuzung der terminalen Aeste ist in dieser Zeichnung auch nicht die geringste Andeutung gegeben. Dass es W. Krause bei Anwendung stärkerer Linsen und Benutzung der Mikrometerschraube hat gelingen können, eine Ueberkreuzung festzustellen, muss ich auf das Entschiedenste bestreiten. Man überzeugt sich vielmehr bei Untersuchung mit Immersion durch Drehung der Mikrometerschraube, dass die Nervenendausbreitungen alle in einer Ebene liegen und Ueberkreuzungen derselben niemals stattfinden; natürlich muss der Theil der elektrischen Lamelle horizontal ausgebreitet, nicht gezerrt und ohne Faltungen sein. Hierfür spricht auch das Querschnittsbild, in welchem die Nervenstückchen alle nebeneinander in einer Reihe liegen. Es ist daher falsch, hier von einem „Plexus" zu sprechen.

Ueber die Boll'sche elektrische Punktirung[1] (Palissadenpunktirung W. Krause) bemerkt der Autor sehr richtig, dass dieselbe in der Flächenansicht der Lamellen ausschliesslich den nervösen Terminalfasern folgt. L. c. p. 291: „Die Punkte begleiten alternirend oder einander gegenüber gestellt die Terminalfasern des genannten Plexus. Ihr Vorhandensein beschränkt sich auf deren Rand, sie fehlen in den Maschen des Terminalplexus, sowie in der Axe der Terminalfasern."

W. Krause hat aber die Endkügelchen der elektrischen Stäbchen noch nicht erkannt; in Folge dessen erklärt er irrthümlich alle Punkte für den optischen Ausdruck der Stäbchen. „Die Punkte sind der optische Ausdruck von oben gesehener, im frischen Zustande 0,0015 mm langer, im Mittel 0,00022 mm dicker, solider Stäbchen, und identisch mit den Remak'schen Palissaden; man kann sie an Zerzupfungspräparaten in Wasser isoliren ..... (p. 292). Die Palissaden sind cylindrische Stäbchen; der Anschein einer knopfförmigen oder birnförmigen Anschwellung ent-

1) Wie oben von mir ausgeführt ist, wurde die Punktirung als solche nicht, wie Krause will (p. 289), von Remak, sondern erst von Boll entdeckt.

steht durch die Goldmethoden, indem sich häufig, aber nicht immer, mehr Gold auf das freie Ende des Stäbchens niederschlägt.“ Gegen die letztere Deutung hätte schon die constante Grösse und regelmässige, kugelrunde Gestalt der Körperchen sprechen müssen.

Auch darin kann ich W. Krause nicht beistimmen, dass „die Palissadenpunktirung einer Art von Neurilemm angehört, welches die blassen Terminalfasern noch in die elektrische Lamelle begleitet“. Im Gegentheil spricht Alles dafür, wie ich oben ausgeführt habe, dass die Balken des Nervennetzes ohne Neurilemmüberzug sind, mithin die Stäbchen auch nicht die Bildung einer Nervenscheide sein können, für deren Existenz jeder Anhaltspunkt fehlt. Durch den Nachweis meines Stäbchennetzes wird diese Vermuthung W. Krause's ja auch hinfällig. Es folgt hieraus auch die Haltlosigkeit der Annahme W. Krause's, dass (l. c. p. 293) „die Palissaden der erwähnten Punktirung gleichsam für eine Art von Nägeln zu halten seien, mit denen die abgeplatteten Terminalfasern angeheftet sind“.

In der dorsalen Schicht der elektrischen Platte, welche W. Krause nicht gut als „Gallertsubstanz“ bezeichnet (siehe oben M. Schultze), beschreibt dieser Forscher nun eine Struktur, welche ich näher besprechen muss. 49, p. 296 heisst es: „Die Gallertsubstanz enthält nämlich ein Fasersystem, ein System undeutlich gestreifter, senkrecht zur Ebene der elektrischen Lamellen angeordneter Fibrillen. Am deutlichsten sind sie in der dorsalen Hälfte der Lamellendicke, verlaufen in dorso-ventraler Richtung stets etwas schräg und gebogen gegen den Palissadensaum hin. Einer Hypothese folgend, wonach diese Fasern die elektromotorische Kraft des Zitterrochenorganes verstärken, könnte man sie „elektromotorische Fasern“ nennen, besser wird es jedoch sein, sie nach ihrem bogenförmigen Verlauf einfach als Bogenfasern zu bezeichnen. Dichter gedrängt in der Nähe der Dorsalmembran, durch weitere Zwischenräume, also durch mehr Gallertsubstanz von einander getrennt in der Gegend der interstitiellen Körnchen, biegen sie an deren Palissadensaum in eine der Lamellenebene parallele Richtung um. Indem sie sich netzförmig durchflechten, bilden sie eine dem Palissadensaum dorsalwärts unmittelbar aufliegende Membrana perforata. Die Maschen dieser durchbrochenen Membran correspondiren, wie schräge

Flächenschnitte zeigen, mit den Maschen des terminalen Plexus, dessen Form sie wiederholen. Die Membran ist ohne Zweifel schon von Remak gesehen worden, der sie indessen auf die ventrale Fläche der Dorsalmembran verlegte“[1]).

Diese „Membrana perforata“ W. Krause's existirt nun als solche nicht, d. h. als isolirbare, von dem übrigen Gewebe der Dorsalschicht abgesetzte und abtrennbare Membran. Wahrscheinlich meint W. Krause dasselbe, was ich als den aus weiteren Maschen gebildeten Theil des Netzgerüstes beschrieben habe, welcher, wie ich oben auseinander gesetzt habe, die unterste Lage des Gesammtnetzgerüstes der dorsalen Schicht bildet und mit dem letzteren continuirlich zusammenhängt. Dieser Theil bildet daher einen integrirenden Bestandtheil dieses Netzgerüstes und kann also auch nicht als „Membran“ bezeichnet werden. Als solche könnte er nur imponiren, wenn ein Flächenschnitt gerade durch das Niveau dieser Schicht fiele. W. Krause sagt daher auch, l. c. p. 297: „Um die Membrana perforata isolirt zu sehen, fertigt man am besten Flächenschnitte der elektrischen Lamellen an.“ W. Krause meint ja auch selbst, dass seine „Bogenfasern“ in diese „Membrana perforata“ umbiegen und in dieselbe übergehen, mithin die Substanz seiner Membran liefern.

Diese „Bogenfasern“, welche in regelmässigen Abständen liegen sollen, sind nach W. Krause nur in genau senkrechten Schnitten zu sehen; „schräg ausgefallene Schnitte zeigen ein unregelmässig sich durchkreuzendes Faserwerk, ein Netzwerk, aus welchem die bestimmte, oben beschriebene, ganz constante Verlaufsrichtung schwer zu entnehmen sein würde“.

„Eine regelmässige Querstreifung an den Bogenfasern wahrzunehmen“, fährt der Autor fort, „ist mir mit meinen Hülfsmitteln nicht gelungen, sie sind aber unzweifelhaft aus zwei verschieden lichtbrechenden und gegen Tinktionsmittel sich verschieden verhaltenden Substanzen zusammengesetzt. Die Fasern sehen nämlich körnig aus: regelmässig alternirend treten dunklere und etwas kürzere, hellere Abschnitte auf.“

1) Diese historische Notiz ist nicht ganz richtig. Remak kannte die Dorsalmembran noch nicht; die „glashelle Membran“, von der er spricht, ist die ganze Dorsalschicht der elektrischen Lamelle, die ihm noch homogen erscheint, bis auf diese „Zeichnung von kleinen, unregelmässigen Ringen“ (siehe oben).

Diesen letzteren Ausführungen W. Krause's über das körnige Aussehen der Fädchen muss ich durchaus beipflichten; eine eigentliche Querstreifung ist indessen nicht vorhanden. Ich füge noch hinzu, wie meine Abbildungen auch zeigen, dass die in die Fädchen eingelagerten Körnchen nicht von ganz gleicher Grösse sind, die Körnelung vielmehr unregelmässig ist.

Was aber die „Bogenfasern" anbetrifft, so kann ich dieselben als solche, wie sie W. Krause beschreibt, nicht anerkennen, d. h. als sehr regelmässig angeordnete, nicht miteinander in Verbindung stehende Fasern. Unzweifelhaft ist das, was W. Krause für „Bogenfasern" erklärt, ein Theil des von mir beschriebenen Netzgerüstes, an welchem sich hier und da die körnigen Fädchen eine Strecke weit verfolgen lassen, wie auch meine Abbildungen zeigen. Auch auf dem vertikalen Durchschnitte treten solche Fädchen in dorso-ventraler Richtung hier und da deutlicher hervor. Da W. Krause aber das Netzgerüst des dorsalen Abschnittes noch nicht erkannt hat, wird er jedenfalls auch häufig für den Ausdruck der „Bogenfasern" die Knotenpunkte dieses Netzgerüstes genommen haben, welche Knotenpunkte bei der Regelmässigkeit des zarten, engmaschigen, filzartigen Gerüstes auf dem genau vertikal angefertigten, feinen Durchschnitt optisch oft reihenweise angeordnet erscheinen und Fasern vortäuschen können. Die optisch verfolgbaren dorso-ventral ziehenden Fädchen sind aber nicht, wie W. Krause will, isolirte, von einander getrennte, nicht communicirende Fasern[1]), sondern stellen integrirende Bestandtheile des feinsten von mir beschriebenen Fädchengerüstes dar, die durch die feinen Netzgerüstbälkchen überall mit einander verbunden sind. Ich kann mich daher nicht damit einverstanden erklären, diese „Bogenfasern" als solche anzuerkennen und darin noch ein besonderes histologisches Strukturelement zu sehen. Ich stimme daher W. Krause nicht bei, wenn er in seiner zweiten Abhandlung (50), in welcher er die vorsichtige und damit auch richtiger gehaltene, in seiner ersten Mittheilung (49) entworfene Schilderung von dem

1) Eine Theilung seiner Bogenfasern giebt W. Krause indessen zu, indem er sagt (50, S. 385): „Die Bogenfasern treten als von einander durch helle, mit Gallertmasse gefüllte Zwischenräume getrennte, häufig sich theilende und scheinbar anastomosirende Elemente hervor."

elektrischen Gewebe weiter ausspinnt, über seine „Bogenfasern“ sagt: 50, p. 371 und folgende: „Zunächst schien es darauf anzukommen, den Spuren von Querstreifung an den Bogenfasern nachzugehen.“ „Schon mit dem stärkeren Trockensystem (eines Zeiss'schen Apochromaten) war die Querstreifung in aller wünschenswerthen Deutlichkeit wahrzunehmen.“ „Es unterliegt also keinem Zweifel, dass die Bogenfasern aus zwei verschieden stark lichtbrechenden Substanzen, die regelmässig alterniren, zusammengesetzt sind: sie verhalten sich genau wie Fibrillen quergestreifter Muskelfasern, nur ist die Querstreifung gleichsam zarter.“ „Einen feineren, nur 0,005 mm dicken Querschnitt aus einem Ueberosmiumsäure-Präparat stellt Fig. 6 dar. Man sieht den wahren, sich durchkreuzenden, gebogenen Verlauf der Bogenfasern, die eben diesem Verlaufe ihre einfachste Benennung verdanken. Sie anastomosiren nicht unter einander, was in der Abbildung nicht ganz deutlich darzustellen war, während die Verfolgung mit Hülfe der Mikrometerschraube darüber keinen Zweifel lässt. Die Faser bei F. geht direkt in die Membrana perforata über.“

Dass die „Querstreifung“ der Fädchen denn doch nicht „alle wünschenswerthe Deutlichkeit“ besitzt, beweisen schon die Abbildungen, welche der Autor seiner Abhandlung (50) auf Tafel XVI und XVII beigegeben hat. In den Figuren 5, 6, 8 und 11 sind die „Bogenfasern“ auf verticalen Durchschnitten abgebildet. Man sieht in denselben dunkle Stellen, alternirend mit hellen, so dass ein Aussehen entsteht, welches einigermaassen an Querstreifung erinnert, indessen bedingt wird durch die eingelagerten kleinen Körnchen. In diesen Figuren, besonders in Figg. 5, und 11, sind aber schon diese dunklen Stellen unregelmässig und von verschiedener Grösse angegeben, so dass das Bild doch sehr verschieden ist von der regelmässigen, so characteristischen Anordnung der isotropen und anisotropen Substanz in der quergestreiften Muskelfibrille. Kurz und gut, ich muss eine „Querstreifung“ der Fädchen, welche sich mit der Querstreifung der Muskelfibrille vergleichen, geschweige denn identifiziren liesse, ganz entschieden in Abrede stellen. Dass W. Krause nun das feine von mir beschriebene Netzgerüst des elektrischen Gewebes der dorsalen Schicht nicht gesehen hat, erklärt sich wohl hauptsächlich dadurch, dass er die Schnitte, wie in seiner zweiten Abhandlung erwähnt wird, in Glycerin und Kanadabalsam unter-

suchte; um dasselbe zu erkennen, ist aber die Untersuchung in Wasser erforderlich. In Glycerin und Balsam wird die Aufhellung dieser zartesten Structur eine zu starke, so dass nur die gröberen Fädchen des Netzgerüstes, die W. Krause als „Bogenfasern" imponirten, hervortreten und auch die zarten Netzverbindungen dieser Fädchen entschwinden, so dass W. Krause dieselben entgangen sind und er den „Bogenfasern" eine gegenseitige Verbindung abspricht.

Auf die weiteren Mittheilungen W. Krause's über seine „Membrana perforata" brauche ich nach Obigem nicht näher einzugehen. In Fig. 3 ist ein Stück dieser „Membran" in der Flächenansicht dargestellt, aus einem Osmiumsäurepäparat nach Einschluss in Canadabalsam, ein Einschluss, der bei der schwachen Fuchsinfärbung, welche angewandt wurde, für diese zarten Structuren durchaus ungeeignet ist. Man sieht in dieser Figur einen Gewebsfetzen mit unregelmässigen Löchern und eingelagerten „dunklen schwarzen Gruppen interstitieller Körnchen der Gallertsubstanz in der Ansicht der Dorsalseite." Wie mir scheint, handelt es sich hier um ein durch die Behandlung etwas derangirtes Stück der ganzen Dorsalschicht der Platte.

Was W. Krause über die Dorsalmembran und die der letzteren dorsalwärts aufgelagerten Bindegewebsfibrillen sagt, kann ich nur bestätigen; die letzteren sind auch in dem Durchschnitt auf der dorsalen Fläche der Membran stets zu erkennen. Die Dorsalmembran sehe auch ich so, wie sie in Figur 4 auf Tafel XVI von W. Krause abgebildet ist.

In Betreff der „Palissadenpunktirung" giebt W. Krause zu, dass, obwohl dieselbe auf die Nervenfasern des „Terminalplexus" beschränkt ist, doch in der Flächenansicht bisweilen einzelne Palissaden als Punkte in den Lücken der Nervenausbreitung wahrgenommen werden. „Es ist nur zu verwundern, wenn man z. B. an Flächenansichten der nicht eingebetteten, in Chromsäure oder Ueberosmiumsäure gehärteten Retina denkt, dass nicht mehr als nur einige wenige Palissaden beim Abziehen der Membrana perforata und Auflegen des Deckglases abgefallen sind: die umgefallenen können sich mit ihren Enden, deren quere Durchschnitte natürlich auch als kleinste Kreise erscheinen, sehr leicht in die Maschen des Terminalplexus projiciren. Dies ist,

wie gesagt, so selbstverständlich, dass es nicht nöthig erschien, es besonders auseinander zu setzen, um so weniger, als unter anderen Boll ebenfalls die Maschen frei von der Palissadenpunktirung abbildet."

Dass diese Erklärung, welche an die Deutung derselben Erscheinung durch Ranvier (siehe oben) erinnert, nicht zutrifft, geht aus meiner Beschreibung des Stäbchennetzes und der Endkügelchen der Stäbchen hervor.

Mit Bezug auf den „Terminalplexus" muss ich auf meine Kritik desselben bei Besprechung der ersten Abhandlung W. Krause's verweisen, da hier nichts Neues vorgebracht wird.

In seiner dritten Mittheilung bespricht W. Krause die Arbeiten von Ciaccio, Ramón y Cajal und Fritsch, ohne Anderes, als in seinen früheren Abhandlungen zu bringen. In Betreff der Querstreifung der Bogenfasern reservirt sich der Autor jetzt, indem er sagt (51, p. 256): „Keineswegs sollte eine Identität mit der Substanz der Muskelfibrillen behauptet werden, wie Ramón y Cajal zu glauben scheint, da ja die elektrischen Lamellen nicht etwa contraktil sind. Will man die Fasern lieber varikös statt quergestreift nennen, so kann man sich dabei auf die Osmiumpräparate berufen."

Der Behauptung von W. Krause, dass der Anschein, dass statt der „Bogenfasern" ein aus feinen Fibrillen gebildetes Netzwerk im dorsalen Abschnitt der elektrischen Lamelle vorhanden sei, nur an etwas dickeren Schichten entsteht, muss ich entgegentreten; denn ich sehe auch an den feinsten, genau vertikal angefertigten Mikrotomschnitten das feine Netzwerk, und nicht isolirte „Bogenfasern", falls nur in Wasser untersucht wird. Wenn ich auch zugebe, dass in Folge der Behandlung durch Osmiumsäure und andere Reagentien eine Schrumpfung der dorsalen Schicht der elektrischen Lamelle eintritt, so kann hierdurch doch nur die Grösse und Form der Maschen, aber nicht das Netzgerüst als solches beeinflusst werden.

Unter allen Autoren der Wahrheit am nächsten in der Erkenntniss der Struktur der dorsalen Schicht ist Ramón y Cajal gekommen, indem er sagt[1]: „Diese Platten sind unter dem Namen elek-

1) Citirt nach der Uebersetzung von W. Krause, Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. VIII, p. 252.

trische Lamellen bekannt, sie sind wahre vielkernige Riesenzellen, welche eine hyaline glänzende, durch Hämatoxilin oder Anilinfarben tingirbare Dorsalmembran besitzen; eine untere Grenzschicht, körnig, kaum wahrnehmbar, an deren Oberfläche die Nervenfasern endigen; und eine mittlere protoplasmatische Schicht, sehr durchscheinend, welche hier und da eingestreute sparsame kuglige oder etwas abgeplattete Kerne enthält. Dieses Protoplasma erscheint mit starken Objektiven untersucht als aus einem sehr feinen Netzwerk gebildet, von gewundenen, perlschnurförmigen Fäden, welche von der Dorsalmembran ausgehen, um sich theils an der unteren Grenzschicht, theils in der Mitte der Dicke des Protoplasma zu verlieren. Gewöhnlich zeigt sich das Protoplasma an der Dorsalmembran angehäuft, während ein hellerer Raum in der unteren Hälfte der elektrischen Lamelle existirt. Wir können die Versicherung von Krause nicht bestätigen, der sagt, er habe deutliche Querstreifen an den Fäden des Netzwerkes gesehen. Nach diesem Autor würden die Existenz solcher Streifungen und die Analogie der Eigenschaften, welche dieselben, mit den Muskeln verglichen, darbieten, gestatten, das Netzwerk der elektrischen Lamellen als im wesentlichen identisch mit den Muskelfasern zu betrachten."

Diesen Worten Ramón y Cajal's kann ich nur beistimmen. Was die Auffassung dieses Forschers von der protoplasmatischen Natur der dorsalen Schicht anbetrifft, so verweise ich auf meine Ausführungen auf p. 481.

Weniger Glück hat dieser Autor mit den Nervenendigungen gehabt, indem er das Vorhandensein der Anastomosen bestreitet. „Was den Axencylinder anlangt, so theilt er sich wiederholt unter einem stumpfen Winkel und seine zarteren Aeste liefern eine Unzahl kurzer gebogener, ebenfalls grob körniger Zweige, die eine sehr complicirte baumförmige Verzweigung darstellen. Da die blassen Fasern sehr zahlreich sind und die Verästelungen, welche jede derselben liefert, sehr dicht an einander liegen, so kann man behaupten, dass die ganze ventrale Fläche der elektrischen Lamelle von der Terminalverästelung bekleidet wird. Gegenüber der Ansicht gewisser Schriftsteller glauben wir, dass die terminalen Zweige nicht anastomosiren; hiervon kann sich Jeder ziemlich leicht überzeugen, wenn man eine mit Silbernitrat dargestellte Verzweigung untersucht. An den Stellen, wo die

Zweige zu verschmelzen scheinen, zeigt ein gutes Immersionssystem, dass es sich um einfache Uebereinanderlagerung handelt."

Dieses Resultat Ramón y Cajal's kann keine Bedeutung beanspruchen, da dasselbe auf Grund der Silbermethode gewonnen wurde (vgl. über dieselbe oben z. B. Boll, Ranvier, Ewald). Wie es aber möglich sein soll, an diesen negativen Silberbildern, in denen die Nerven farblos erscheinen, genau festzustellen, dass keine Verbindungen, sondern „einfache Ueberlagerungen" der Nervenfasern bestehen, ist mir unerfindlich.

Die Punktirung deutet Ramón y Cajal ebenso wie W. Krause, worüber bei letzterem Autor zu vergleichen ist: „Von der oberen Wand der blassen Fasern gehen Cilien oder kurze glänzende Fasern aus, welche aufhören, indem sie sich innig an das Protoplasma der elektrischen Lamelle anheften. Diese Cilien, welche in der Flächenansicht der Lamellen wie eine dunkle Punktirung erscheinen, zeigen sich sehr deutlich auf Querschnitten in Form einer Streifung des Randes. Aufmerksame Beobachtung dieser kurzen Fäden ergiebt klar, dass jene Cilien ausschliesslich von den blassen Zweigen der baumförmigen Verästelung und nicht von der durchsichtigen Substanz ausgehen, welche sie trennt." Die letztere Bemerkung ist sehr richtig. Gegen eine innige Anheftung an die dorsale Schicht spricht aber der Umstand, dass die Nervenplatte sich häufig von der Dorsalschicht trennt, wobei stets die Stäbchen und bisweilen auch ein Theil der an der Grenze liegenden Körner im Zusammenhange mit der Nervenplatte bleiben.

Einen eigenen und nach meinen Untersuchungen durchaus irrthümlichen Standpunkt nimmt Fritsch ein, welcher in seiner sonst so prächtigen Monographie der Torpedineen (53) auch Mittheilungen über die feinere Zusammensetzung der elektrischen Platte gemacht hat. Die Anschauung, welche Fritsch vom Baue der elektrischen Platte hier entwickelt, ist von Anfang bis zu Ende eine irrige, ich bedauere, dies Urtheil fällen zu müssen. Es ist unbegreiflich, wie man die Terminalausbreitung der elektrischen Nerven in Abrede stellen kann und dafür „Körnchen" sehen will. Ebenso unbegreiflich ist, dass Fritsch die Boll'sche elektrische Punktirung nicht sieht, oder wenigstens nicht erkennt; denn dass er sie gesehen hat, ohne sie zu erkennen, werde ich zeigen. Beide Bildungen, Terminalverzweigung und Pünktchen,

sind ja an jeder frischen Platte, in jedem gut fixirten Präparat mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit auf das schönste zu sehen.

Ich will indessen auch auf diese Angaben von Fritsch etwas näher eingehen, um die Fehlerquellen aufzudecken, die Fritsch zu seinen Ansichten geführt haben.

Der Grund hierfür ist hauptsächlich darin zu suchen, dass Fritsch seine Untersuchungen nach einer einzigen, für dieses Gewebe ungeeigneten Methode anstellte, die übrigen Methoden, besonders auch die Behandlung mit Osmiumsäure, aber vollständig ausser Acht liess, obgleich er von dem letzteren Reagens selbst sagt, dass es „schon früher mit grossem Nutzen verwandt" wäre. Dies ist um so merkwürdiger, als Fritsch selbst die einseitige Verwendung der von den früheren Autoren benutzten Reagentien tadelt und mit Recht auf die Nebenwirkungen derselben hinweist, indem er sagt l. c. p. 108: „Man suchte nach Reagentien, welche die Nervenverzweigung auch in ihren feinsten Verzweigungen durch Färbung deutlich machen sollten, und dazu boten sich naturgemäss die Goldsalze an erster Stelle dar; nächstdem musste natürlich das viel gemissbrauchte Argentum nitricum hülfreiche Dienste thun.

Besonders die Gold- und Silberverbindungen fanden zur Untersuchung viel Anklang, und wenn das eine Reagens nicht ausreichte, wurde es mit dem anderen verbunden. So wurden Bilder hervorgerufen, beschrieben und abgebildet, welche unbestreitbar sämmtlich unter dem Einfluss der genannten Chemicalien enstanden sind, ohne dass den doch sicher vorhandenen Nebenwirkungen derselben irgendwie gebührend Rechnung getragen worden wäre.

Die genannten Metallsalze, bei deren Anwendung zum Theil kräftige organische Säuren, Essigsäure, Ameisensäure, Citronensäure benutzt werden, müssen zarte organische Membranen an ihren Oberflächenverhältnissen beeinflussen, indem sie einzelne Theile aufquellen, während andere bei der Gerinnung schrumpfen."

Diese Bemerkungen sind sehr zutreffend, ich habe darauf selbst bei Besprechung der Silber- und Goldmethode oben hingewiesen. Ich füge hinzu, dass nicht allein die „Oberflächen-Verhältnisse" hierdurch beeinflusst werden, sondern auch, was

wichtiger ist, die zarten Strukturen in der elektrischen Lamelle selbst.

Die von Fritsch in Anwendung gezogene Methode ist nun folgende l. c. p. 103: Einlegen in Salpetersäure genau bestimmter Concentration (10 %) für 24 Stunden, Vermeidung jedes nachherigen Waschens, Uebertragen in Ueberosmiumsäure (1 %) ebenfalls für 24 Stunden, alsdann Alcohol in steigender Concentration. Hierdurch sollen hauptsächlich Quellungserscheinungen vermieden werden. Wenn ich auch das letztere zugebe, so muss ich diese Behandlungsart doch als ungeeignet für die Untersuchung des elektrischen Plattengewebes bezeichnen. Ich habe kleinste Stücke des ganz frischen elektrischen Gewebes genau nach der von Fritsch angegebenen Methode behandelt und gefunden, dass dieselbe, besonders in der ventralen Nervenplatte, nur sehr ungenügend die Strukturen conservirt. Es wäre das auch zuviel verlangt von einer 10 %igen Salpetersäure, wenn man erwarten wollte, dass dadurch so äusserst feine, protoplasmatische Bildungen und zarteste Nervenverzweigungen fixirt und sichtbar gemacht würden. Es wäre gerade so, als wollte man den feinsten Bau und die Verzweigungen der nervösen Elemente in der Retina durch Behandlung mit 10 %iger Salpetersäure feststellen; denn die Retina ist gewiss nicht zarter und delikater, als die elektrische Platte. W. Krause hat die Unzulänglichkeit dieser Fritsch'schen Methode schon genügend hervorgehoben (51). Mit Recht betont dieser Autor, dass die nachträgliche Behandlung mit 1 %iger Osmiumsäure, wie sie von Fritsch geübt wurde, vollständig gleichgültig und überflüssig ist; denn es kann dadurch, nach der Behandlung mit der 10 %igen Salpetersäure, im Gewebe nichts mehr wieder gut gemacht werden; höchstens erhalten die Nerven dadurch noch eine dunklere Färbung.

Der Hauptdifferenzpunkt der Fritsch'schen Resultate mit den meinigen liegt nun in der Auffassung der ventralen Nervenplatte. Wie oben schon angedeutet, leugnet Fritsch die Nervenendverzweigung und die Boll'sche Punktirung, steht damit im Widerspruch mit allen früheren Beobachtern. Die Differenz ist um so grösser, als Fritsch statt des Nervenendnetzes Körner, ein „stratum granulosum" sieht, die Boll'sche Punktirung aber überhaupt nicht wahrnehmen kann.

Sehen wir zuerst, was Fritsch statt des Nervenendnetzes

findet. Auf p. 109 heisst es: „Der angedeutete Zwiespalt der Meinungen beginnt also erst in dem Bestreben, die Nervenfäserchen über diese Stelle der deutlichen Endigung (die von R. Wagner gesehenen Nervenzweige) zu verfolgen. Wir befinden uns hier unmittelbar auf der untersten Schicht der elektrischen Platte, welche durchaus regelmässig punktirt erscheint, wenn man nicht das normale Bild durch Anwendung eingreifender Behandlung getrübt hat.

Abgesehen von dieser, dem frischen, sorgfältig ausgebreiteten Material zukommenden Erscheinung kann man das gleiche Bild an conservirten Platten erhalten, wenn man dieselben nach der Salpetersäure-Osmium-Methode behandelt."

Um diese Darstellung zu begründen, sucht Fritsch den Beweis in einer Photographie zu liefern, die mit Zeiss' apochromatischem System von 1,3 Apert. aufgenommen und sodann photographisch auf 3000 lin. Vergrösserung gebracht wurde. In Fig. 58 auf Tafel XIX ist diese Photographie abgezeichnet; sie zeigt eine grosse Zahl dicht nebeneinander gelegener, etwas ungleich grosser, meist ziemlich kreisrunder heller Stellen, welche durch verschwommene, in ihren Begrenzungen ganz unscharfe, netzartige Schattenlinien von einander getrennt werden. Wenn man diese Abbildung nun genauer betrachtet, so stellt man fest, dass in der ganzen grossen Zeichnung nur zwei Kerne scharf sichtbar sind, mithin genau eingestellt waren. Alles andere ist undeutlich und verschwommen. Diese Kerne stellen einen Nervenkern (nk) und den Kern einer Bindegewebszelle (Spz) dar, also Gebilde, welche sich der Lage nach in einiger Entfernung von der Nervenendplatte befinden. Da nun aber die Mikrophotographie bekanntlich nur eine einzige optische Ebene scharf und getreu wieder giebt, ist hier nur das Niveau dieser beiden Kerne und der Ebene, in welcher sie sich befinden, scharf und getreu wiedergegeben, was darunter und darüber liegt, ist mithin unscharf und daher nicht beweisend. Ich habe nun oben p. 486 u. 494 angeführt, dass das Nervenendnetz bei unscharfer Einstellung von der ventralen Seite aus das Trugbild darbietet, als bestände es aus nebeneinander gelegenen hellen Kügelchen. Es beruht dies wahrscheinlich auf dem starken Lichtbrechungsvermögen der an den Rändern abgerundeten Netzbalken des Nervennetzes. Dieses Trugbild verschwindet aber, sobald das Nervenendnetz genau eingestellt wird;

gerade die genaue Einstellung spielt hier eine grosse Rolle, da, wie wir bei der Durchwanderung der elektrischen Lamelle mit dem Focus gesehen haben (vgl. oben p. 485—489), die geringsten Niveaudifferenzen schon ganz verschiedene Bilder bedingen (vgl. z. B. Nervenendnetz und Boll'sche Punktirung p. 486). Fritsch ist daher an derselben Klippe gescheitert, welche Remak sehr wohl zu vermeiden wusste, indem er sagt (13): „Zunächst ist zu beachten, dass in dem Masse, als die kleinen eckigen Ringe deutlicher hervortreten, auch der Anschein der Körnchen, welche man zu sehen glaubt, verschwindet"; ein Passus, den Fritsch sogar citirt. Aus dem Gesagten folgt, dass Fritsch das erwähnte Trugbild auf der Platte aufgefangen hat; seine Photographie beweist daher für seine Auffassung nicht nur Nichts, sondern zeigt uns, wie ich sogleich beweisen werde, gerade das Gegentheil.

Das Gleiche gilt auch von der Erläuterung, welche Fritsch im Text zu seiner Photographie gibt, sodass seine eigenen Worte ihn widerlegen. Auf p. 110 heisst es: „Auf der punktirten Fläche sieht man Nichts von eckigen Maschen des M. Schultze'schen Nervennetzes, Nichts von Remak's eckigen Ringen als Zwischenräume seiner Nervenverzweigung, Nichts von Herrn Ranvier's „Arborisation en pilons" der Nerven, Nichts von Herrn Krause's Terminalplexus." Das ist ja selbstverständlich, da Fritsch die Nervenendplatte nicht eingestellt hatte!

„Gleichwohl wird man nicht umhin können", fährt der Autor fort, „mit diesem Bilde zu rechnen, und es ist daher näher zu erläutern.

Wenn man eine nicht gerunzelte Platte selbst nach Anwendung der Salpetersäure-Osmium-Methode mit den stärksten mikroskopischen Systemen untersucht, so bietet sich ein unerwarteter Anblick dar. Im gewöhnlichen mikroskopischen Bilde bei Anwendung der stärksten Trocken- oder schwächeren Immersions-Systeme erscheinen die sogenannten „Pünktchen" schwarz, und wird dies nach Osmiumeinwirkung meist ganz auf Rechnung dieses Chemikals gesetzt. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man jedoch, dass die Osmiumwirkung sie gar nicht, oder wenigstens nicht allein so schwarz gemacht hat, sondern dass Totalreflexion in kleinen, stärker lichtbrechenden Körperchen, deren Focus man durch die Einstellung nicht nahe kom-

men kann, die Osmiumwirkung verstärkt; denn es lassen sich mit starken Apochromaten selbst mit Osmium behandelte Punktirungen der Platte als hell aufleuchtende Körper einstellen, d. h. man bekommt das oben erwähnte positive Bild der Pleurosigma-Schuppe unter Einstellen auf den Focus der als Sammellinsen wirkenden Körperchen.

Der Beweis für dies optische Verhältniss ist photographisch ungemein leicht zu erbringen; denn bei der Aufnahme des Objectes mit starken Apochromaten erscheinen die im gewöhnlichen mikroskopischen Bilde schwarz aussehenden Körperchen auf der photographischen Negativplatte ebenfalls schwarz, also in entgegengesetzter Lichtwirkung.

So stellte sich die photographische Platte fest und sicher auf meine Seite, um ein Verhältniss des elektrischen Gewebes zu begründen, von welchem man auf andere Weise eine so überzeugende Erklärung nicht geben konnte, wenn auch die Beobachtungen mancher Forscher hart genug an die Wahrheit streiften".

Das ist es ja gerade, dass Fritsch „dem Focus (seiner Körperchen) nicht nahe kommen konnte", dass er nicht scharf einstellte, weil die von ihm untersuchten Schichten und Schnitte wohl zu dick waren.

Wenn Fritsch nun meint, dass die photographische Platte sich „fest und sicher" auf seine Seite stelle, so ist das ein grosser Irrthum. Denn der Umstand, dass seine „Körperchen", die „im gewöhnlichen mikroskopischen Bilde schwarz aussehen"[1]), mit starken Apochromaten betrachtet aber als „hell aufleuchtende Körperchen" erscheinen, auf der photographischen Negativ-Platte ebenfalls schwarz werden, beweist doch nur, dass hier an diesen Stellen mehr Licht durch das Präparat dringen und die Platte erreichen kann, während es dazwischen absorbirt und zerstreut wird. Dies wird dadurch ermöglicht, dass die hellen Stellen (helle Körperchen nach Fritsch) die unscharf eingestellten Lücken des Netzes sind, während die Netzbalken das Licht am Durchtritt verhindern.

Fritsch hat sich eben bei der Deutung seines unklar eingestellten Bildes ganz und gar von dem Bilde der Pleurosigma-

1) Vgl. die Abbildungen von von Kölliker und M. Schultze, wo bei schwächerer Vergrösserung die Lücken des Netzes dunkel erscheinen.

Schuppe bestimmen lassen, von welchem er bei seiner Schilderung des Baues der elektrischen Platte sogar ausgeht; das Relief eines trockenen Kieselpanzers ist aber doch etwas ganz anderes als dieses zarte Gewebe. Während daher Fritsch Max Schultze vorwirft, wie ich hinzufüge, ungerechtfertigter Weise, dass dieser scharfe und genaue Beobachter „sein Pleurosigma-Gitter in Gedanken hatte, als er die elektrische Platte beschrieb, und dadurch auf Abwege kam", verschreibt sich gerade Fritsch diesem Fehler mit Leib und Seele.

Um nun doch einigermassen eine Erklärung dafür zu liefern, dass frühere Beobachter eine regelmässige Nervenzeichnung gesehen haben, verfällt Fritsch auf einen ganz absonderlichen Erklärungsversuch, indem er diese regelmässigen Netzzeichnungen für „Oberflächenrunzelungen" erklärt. L. c. p. 109: „Wird die glatte Oberfläche der Platte verändert, sei es, dass sich feine Nervenfäserchen fest auflagern, sei es, dass eine Runzelung eintritt, so wird es nicht mehr möglich sein, eine regelmässige Punktirung im mikroskopischen Bilde zu zeigen. Gewöhnlich werden alle Systeme sich bildender Runzeln wegen des grösseren Widerstandes der Nervenfäserchen an diese selbst angeschlossen werden, und die verzweigten Runzeln erscheinen selbstverständlich als Fortsetzungen der Terminalverzweigungen der Nerven. Die in's gleiche Niveau erhobenen Pünktchen der Platte werden gleichzeitig gesehen, die dazwischen in anderen Ebenen lagernden, auf welche nicht eingestellt wurde, verschwinden."

Es ist überflüssig, auf die Absurdität dieses Erklärungsversuches hinzuweisen, für Jemand, der nur einmal die in einer horizontalen Ebene ausgebreiteten Terminalverzweigungen im frischen oder gut fixirten und gefärbten Präparat gesehen hat; Fritsch allerdings hat sie nicht gesehen.

Schliesslich hat Fritsch auch das Querschnittsbild der elektrischen Platte herangezogen, um sein „Stratum granulosum" darzuthun, aber auch wieder an ungenügenden Präparaten. Fritsch tadelt zunächst an den Abbildungen der Plattenquerschnitte von W. Krause mit Recht, dass hier die dunkle Schicht, welche den Durchschnitt durch das Nervennetz darstellen soll, aus einer Reihe dunkel gerandeter, seitlich mit den Nachbarelementen zusammenfliessender Körper besteht, während

die naturgemäss vorhandenen Lücken hier nicht zu sehen sind [1]). Die beiden Abbildungen, welche Fritsch in den Figg. 55 und 56 seiner Tafel XIX giebt, lassen dafür an derselben Stelle eine Reihe gleich grosser, hellglänzender Kügelchen erkennen. Hiergegen wende ich ein, wie ich oben (p. 490) geschildert habe, dass man an dieser Stelle als Durchschnittsbild des Nervenendnetzes an gut fixirten und hinreichend dünnen Schnitten stets eine Reihe platter, etwas verschieden grosser, nebeneinander liegender Stücke, die Durchschnitte durch die Balken des Nervenendnetzes, erhält, welche durch sehr deutliche, gleichfalls etwas verschieden grosse helle Lücken von einander getrennt werden; die letzteren sind der Ausdruck der Netzlücken. Das Durchschnittsbild giebt also auch den Beweis von dem Vorhandensein einer netzförmigen Terminalausbreitung der Nerven. Fritsch hat in seinen Durchschnitten ungenügend fixirtes (Salpetersäure-Osmium-Methode) Material und auch wohl zu dicke Schnitte vor sich gehabt. Wie müsste diese ventrale Lage nach der „Runzelungstheorie" von Fritsch wohl auf dem Durchschnitte aussehen?!

Der zweite auffällige Differenzpunkt besteht in der Boll'schen Punktirung. Fritsch sagt hierüber l. c. pg. 107: „Ueberall in den genannten Autoren, von Wagner und v. Kölliker, Max Schultze und Remak, begegnen wir Beschreibungen und Abbildungen punktirter elektrischer Platten, und es ist mir daher eins der ungelösten literarischen Räthsel geblieben, wie Boll viele Jahre später die Punktirung der Platte als ein neues, von ihm entdecktes Strukturverhältniss beschreiben konnte und viele Autoren bis auf den heutigen Tag seinen Namen mit demselben verbinden. Die Möglichkeit dazu wurde wohl nur dadurch gegeben, dass Boll ein nicht existirendes grobes Terminalnetz der Nervenfasern, welches er selbst später widerlegte, ursprünglich annahm und dahinein eine Punktirung zeichnete, die angeblich nur erst bei Anwendung eines Immersionssystems Nr. IX Hartnack zu erkennen sein sollte; demnach hätten die früheren

1) Vergl. z. B. auch (51) W. Krause, Die Nervenendigung im elektrischen Organ. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. VIII, Taf. XII, Fig. 1. Fritsch (l. c. p. 111) wirft Krause vor, dass die Abbildungen seiner Abhandlung „etwas roh in der Zeichnung" seien. Ich möchte diesen Vorwurf eher den Zeichnungen Fig. 55—58 auf Taf. XIX des Fritsch'schen Werkes machen.

Autoren mit ihren schwächeren Vergrösserungen das Verhältniss überhaupt nicht sehen können. Dies ist ein leicht nachweisbarer Irrthum; denn die einzige auf der Platte vorhandene Punktirung ist mit einem guten Trockensystem Nr. VII Hartnack sehr wohl zu sehen und ist thatsächlich von den genannten früheren Autoren, zumal von Remak, unzweifelhaft gesehen worden“ [1]).

Aus diesen Worten folgt klar und deutlich, dass Fritsch die Boll'sche Punktirung überhaupt nicht erkannt hat und sie leugnet; denn die „einzige in der Platte vorhandene Punktirung“, von der er spricht, ist, wie soeben dargelegt, das ungenügend eingestellte Terminalnetz. Hätte Fritsch doch nur einmal eine beliebige frische elektrische Platte mit einer guten Immersion eingestellt und sich genau angesehen, so hätte er sich dies für ihn „ungelöste literarische Räthsel“ sehr leicht selbst lösen können. Und doch hat Fritsch diese Boll'sche Punktirung gesehen, ja sogar abgebildet und photographirt, aber nicht erkannt!! In Fig. 58 der Tafel XIX der vergrösserten Photographie sind in der dunklen verschwommenen Netzzeichnung, welche die hellen Stellen umgiebt, hier und da dunkle, gleichgrosse, kleine Pünktchen eingezeichnet. Diese gleichgrossen, kleinen, dunklen Pünktchen sind noch zahlreicher und regelmässiger vertheilt in Fig. 57, welche einen Flachschnitt durch die elektrische Platte darstellt. Dass auch dies ein ziemlich dicker Schnitt gewesen sein muss, beweist schon der Umstand, dass in demselben rechts ein längeres Schrägstück eines dickeren Nerven in ganzer Dicke mitgekommen ist. Es ist daher hier ebenso, wie in Fig. 58 die Schicht des Nervennetzes unscharf eingestellt; wie es im Texte heisst, umhüllt in diesem Schnitt noch das gallertige Bindegewebe auf dem nervösen Gliede die Schicht wie ein durchsichtiger Schleier. Es bietet daher die auch hier unscharf eingestellte Nervenschicht dasselbe Bild, wie in Fig. 58; aber auch hier sind die dunklen Pünktchen alle in den dunklen Netzlinien gelegen. Fritsch hat nun nicht gewusst, was er mit diesen Pünktchen anfangen sollte; er hat sie daher in seinen Abbildungen 57 und 58 einfach mit einem Fragezeichen (?) bezeichnet. Auch im Text (l. c. pg. 112) werden diese Pünktchen erwähnt: „Auch wurde daran (an Fig. 57) ein äusserst schwierig sichtbar zu machendes Verhältniss

optisch erkannt, welches mir schon vorher die photographische Platte besser enthüllt hatte, nämlich, dass zwischen den Körnchen kleine unregelmässig begrenzte dunkle Fleckchen erscheinen, welche besonders bei etwas tieferer Einstellung deutlich werden.“ Fritsch ist mit einer Erklärung, die eben so unklar wie falsch ist, hier schnell bereit, indem er äussert: „Da an den betreffenden Stellen feinste Nervenverzweigungen nicht in der Nähe waren, so bin ich geneigt, diese dunklen Pünktchen als den Ausdruck von Porenkanälen aufzufassen, welche die Körnchenschicht durchsetzen; wo sie lagern, werden aber auch hier und da die feinsten Nervenfädchen in verstreuten Gruppen durchzutreten haben.“

Diese Fritsch so räthselhaften dunklen Pünktchen sind nun ganz unzweifelhaft die Boll'schen Pünktchen, welche bei der ungenauen Einstellung und jedenfalls auch wohl in Folge ihrer mangelhaften Konservirung in den Fritsch'schen Präparaten nur hier und da aus der Tiefe „unregelmässig begrenzt“ hervorschimmern. Dieses wird bestimmt bewiesen durch die gleiche Grösse und die Vertheilung der Pünktchen, dann auch durch die Bemerkung von Fritsch, dass dieselben besonders bei etwas tieferer Einstellung deutlich werden. Diese Pünktchen liegen nun in den Fritsch'schen Abbildungen, auch in seiner Photographie Fig. 58, alle in dem dunklen Netz, nicht in den hellen Räumen. Mithin entsprechen diese verschwommenen Netzzeichnungen den unscharf eingestellten Netzbalken des Nervennetzes, da die Boll'schen Pünktchen nur diesen korrespondiren. Fritsch wird mithin durch seine eigenen Photographien und Abbildungen widerlegt, wenn er behauptet, obwohl er die Boll'sche Punktirung gar nicht einmal kennt, l. c. pg. 108: „die Behauptung, dass in den Zwischenräumen die Punktirung nicht vorhanden sei, obgleich von Boll sowie späteren Autoren ausdrücklich aufgestellt, ist gänzlich unbegründet.“

Da Fritsch die Boll'sche Punktirung nicht erkennen konnte, muss er natürlich auch die Stäbchen in Abrede stellen, obwohl er den sogenannten Palissadensaum mit seiner vertikalen Strichelung sieht und abbildet. In Betreff der letzteren sagt der Autor sehr richtig, dass dieselbe nicht als eine geschlossene Schicht dicht aneinander gereihter Stäbchen besteht, als solche vielmehr nur in einigermassen dickeren Schnitten erscheint. In Fig. 55 und 56 ist dieser Palissadensaum in zwei Durchschnitten

mit seiner undeutlichen vertikalen Strichelung gezeichnet, erscheint aber im Verhältniss zu der dorsalen Schicht der Platte viel zu breit. Einen Theil dieser vertikalen Striche (ob alle? wird nicht gesagt) führt Fritsch nun zurück auf vertikal durchtretende kleine Nervenfädchen und beschreibt eine ganz neue Art der Nervenendigung. Obwohl sich der Autor „mit allem Vorbehalt der Hoffnung hingiebt, dass weitere technische Fortschritte uns wahrheitsgetreuere Bilder der Endigungen enthüllen werden," formulirt er doch mit gesperrtem Druck am Schluss des Abschnittes die These l. c. pg. 113: „Die letzten Enden der feinsten Nervenfasern auf dem nervösen Glied der Platte dringen in Gestalt feinster Stiftchen senkrecht zur Plattenrichtung durch die Körnerschicht in das Innere vor und endigen gruppenweise vertheilt an der Grenze zwischen ventraler und dorsaler Schicht zu zarten Protoplasmakörpern erweitert, deren exakte Form sich unserer Beobachtung entzieht."

Eine nähere Kritik erweist uns die vollständige Haltlosigkeit dieser Annahme, denn als solche kann ich diese Formulirung nur bezeichnen. Die Annahme stützt sich auf folgende Begründung. L. c. pg. 112 wird behauptet: „In der That gelingt es an besonders günstigen Stellen der Durchschnitte, feinste Nervenfädchen senkrecht zur Plattenrichtung an die Körnchenschicht herantreten und zwischen den Körnchen verschwinden zu sehen. Das starke Lichtbrechungsvermögen der dicht gelagerten Körnchen löscht mit Nothwendigkeit beim Durchtreten den Umriss der zarten Fäserchen aus, aber jenseits im Palissadensaum wird das Bild wieder deutlich, und man ist bei der übereinstimmenden Lagerung gewiss berechtigt, den Zusammenhang der ausserhalb und innerhalb des nervösen Plattengliedes lagernden Theile anzunehmen." Diese Berechtigung muss ich bestreiten, denn, ganz abgesehen davon, dass die von Fritsch angewandte Methode ganz ausser Stande ist, irgendwie sichere Aufschlüsse über die so äusserst feinen Nervenendigungen zu geben, so sind das, was Fritsch in Gestalt vertikaler Striche gesehen hat, keine Nerven, sondern vertikal gestellte Stäbchen gewesen. Die Nerven, welche an das ventrale Glied herantreten, gehen sämmtlich in das Nervenendnetz über, wie gut fixirte Flächenbilder zeigen. Ich muss es daher auch für einen Irrthum erklären, wenn Fritsch n Fig. 56 von einem stärkeren Nerven (n) feinste Fädchen ver-

tikal abgehen lässt; solche Fädchen habe ich an feinsten Durchschnitten niemals gesehen.

Wie Fritsch nun aber bei der vertikalen Richtung seiner vermeintlichen Nervenfäden über den Verlauf derselben noch genaueren Aufschluss an Flachschnitten erhalten will, ist mir unerfindlich. Und doch wird zu diesem Zwecke in Fig. 57 ein solcher Flachschnitt mit Nerven abgebildet (Salpetersäure-Osmium-Methode) und folgendermassen beschrieben l. c. pg. 112: „Der Schnitt zeigt einen sich an der Platte nochmals theilenden Nervenzweig, dessen Endästchen in den auf die Körnerschicht folgenden, sehr fein granulirten Palissadensaum eintreten, die im reinen Querschnitt als eine Gruppe von „Palissaden" erschienen wären. An sie lagern sich rundliche, durch Osmium lebhaft geschwärzte Körperchen an, deren Vertheilung in grösseren Hohlräumen der Schicht auf eine bei der Präparation erfolgte Schrumpfung äusserst zarter Gebilde, die den Reagentien nicht zu widerstehen vermögen, hinweist. Also diese beerenartig den Nervenstiftchen sich anfügenden Körperchen sind nach meiner Ueberzeugung gewiss nicht der Natur entsprechend zur Darstellung gelangt." In den Figuren 55 und 56 sind in dem oberen Theil des „Palissadensaumes" und an der Grenze rundliche dunkle Körper von verschiedener Grösse gezeichnet, die, wie Krause schon hervorgehoben hat, keine Entdeckung von Fritsch, sondern schon lange bekannt sind und die sogenannten interstitiellen Körner darstellen (siehe oben). Nur ist ihre Lage in den Durchschnitten in einer zu schmalen Zone angegeben. Diese Körner, welche gerade recht resistent sind, hängen nun keineswegs mit Nerven zusammen, wie Fritsch sich gedacht hat und auch abbildet. Jedenfalls ist Fritsch hier irregeleitet worden durch vertikale Stäbchen, welche als dunkle Striche bisweilen an ein Korn oder eine Körnergruppe heranreichen. Hätte Fritsch aber hinreichend dünne und gut fixirte Durchschnitte untersucht und zwar genau, so hätte er finden können, dass hier durchaus keine Verbindung besteht, dass die Stäbchen vielmehr mit dem charakteristischen Endkügelchen aufhören. Von den Endkügelchen hat Fritsch in seinen Durchschnitten aber überhaupt nichts gesehen, Beweis genug, dass die Schnitte entweder ungenügend fixirt und konservirt waren oder nicht genau genug untersucht wurden. Aus dem Angeführten folgt,

dass ich diese von Fritsch beschriebene Art der Nervenendigung durchaus in Abrede stellen muss.

Endlich hat Fritsch auch noch eine Struktur der dorsalen Schicht der elektrischen Lamelle beschrieben. Auch hier nimmt der Autor eine regelmässige Zusammensetzung aus Körnchen an; auch hier sehe ich mich gezwungen, zu widersprechen. L. c. pg. 114 heisst es: „Man erkennt, dass die Substanz der Schicht thatsächlich nicht homogen ist, sondern grösstentheils aus kleinsten Theilchen zusammengesetzt erscheint. Das Wichtigste an der ganzen Erscheinung dürfte der unzweifelhaft regelmässige Aufbau derselben in Reihen genau parallel der Säulenaxe sein." In den Durchschnittsfiguren 55—56 ist nun die dorsale Schicht dargestellt, als bestände sie aus parallelen Reihen kleinster Kügelchen, welche durch eine undeutliche Netzzeichnung von einander getrennt werden. Das Bild ist ein ähnliches, wie das von Fritsch gezeichnete Bild der Nervenendplatte, nur feiner. Unzweifelhaft hat Fritsch hier das von mir näher beschriebene feinste Netzgerüst vor sich gehabt, aber falsch gedeutet. Der Autor sagt schon, dass das Lichtbrechungsvermögen seiner Kügelchen dasjenige der Zwischensubstanz nur äusserst wenig übertrifft, die Anordnung dieser Körperchen nur ganz blass gesehen wird und die Darstellung derselben in den genannten Abbildungen vielleicht schon etwas zu derb ausgefallen ist. Dies stimmt durchaus mit meinen Beobachtungen überein; es ist die „Zwischensubstanz" von Fritsch dasselbe wie mein feinstes Netzgerüst. Nur muss ich die Möglichkeit zurückweisen, dass die Lücken derselben, wie Fritsch will, von Körnchen ausgefüllt werden; ich verweise in Betreff dieses Punktes auf meine Begründung auf p. 481 und 489.

Schliesslich sei noch eine kurze Mittheilung von W. Wolff (54), eines Schülers von G. Fritsch, erwähnt, welche in den Sitzungsberichten der Berliner physiologischen Gesellschaft, Sitzung vom 1. Februar 1884, erschienen ist, obwohl dieselbe eigentlich keine Erwähnung verdient. Indessen weist Fritsch ausdrücklich auf diese Mittheilung hin und möge dieselbe daher Berücksichtigung finden.

Im Betreff der Zusammensetzung der ventralen Nervenplatte steht W. Wolff auf demselben Standpunkt wie Fritsch, indem er sagt l. c. pg. 181: „Die untere der Bauchseite des Fisches

zugewandte Fläche der Platte erscheint bei mittleren Vergrösserungen fein punktirt. Bei starken Vergrösserungen ergiebt sich, dass diese Punktirung der optische Ausdruck von lauter, das Licht stark brechenden, dicht nebeneinander gelagerten kleinen Körnchen ist, die in einer das Licht fast gar nicht brechenden halbflüssigen Substanz liegen, welche die untere Fläche der Platte überzieht." Was W. Wolff aber unter seiner „feinkörnigen Substanz" versteht, wird nicht klar, da er sagt, dass die Körnchen im Allgemeinen mit den Kernen des Gewebes dieselben Reaktionen gegen Farbstoffe zeigen; die Boll'schen Pünktchen (die Wolff jedoch nicht erwähnt), färben sich nun aber mit Carmin und Hämatoxylin.

In Betreff der Nervenendigung ist W. Wolff nicht über den Standpunkt von R. Wagner hinausgekommen. Wenn aber W. Wolff sagt, dass am Ende der Nerven „die Schwann'sche Scheide mit der Membran der Platte verschmilzt", so ist das eine unbewiesene Behauptung, abgesehen davon, dass nicht gesagt wird, was unter „Membran der Platte" verstanden wird. Ferner ist falsch, dass die Bindegewebszellen „ausserordentlich spärlich" vorhanden sind. Grundfalsch ist auch, dass die Platten hauptsächlich durch die an ihrer unteren Fläche befindliche, erwähnte, feinkörnige Substanz(?), die sehr „klebrig"(!) sein soll, mit einander verbunden werden. Geradezu naiv ist es, dass W. Wolff die von den Autoren beschriebenen regelmässigen Nerven-Zeichnungen der unteren Fläche der Platte für Gerinnungserscheinungen seiner halbflüssigen feinkörnigen Substanz erklärt.

Schliesslich sieht das Ganze nach einem histologischen Anfängerversuch aus, wenn W. Wolff am Ende seines Aufsatzes von seiner Methodik berichtet, dass er die Platten frisch mit Carmin und mehreren Anilinfarben, mit verdünntem Holzessig u. s. w. behandelt hat.

Literatur-Verzeichniss.

1. John Hunter, Anatomical Observations on the Torpedo. Philosoph. transactions, 1773.
2. Delle Chiaje, Anatomiche disamine sulle Torpedini. Atti del Real Instituto d'Incoragiamento alle Scienze naturali di Napoli VI. 1840.
3. Valentin, Elektricität der Thiere. In Wagner's Handbuch der Physiologie, Bd. I.
4. Paul Savi, Études anatomiques sur le système nerveux et sur l'organe électrique de la Torpille. Als Anhang in dem Werke von Matteucci, Traité des phénomènes électro-physiologiques des animaux. Paris 1844.
5. Calamai, Osservazioni sull' anatomia delle torpedini. Atti del VII. Congresso degli scienziati italiani. Parte I, Napoli 1846. Nach Ciaccio citirt; war mir nicht zugänglich.
6. Rudolf Wagner, Neue Untersuchungen über die Elemente der Nervensubstanz. Vorgelegt der K. Societät am 11. Februar 1847. Abgedruckt in den Nachrichten von der G. A. Universität und der K. Gesellschaft d. Wissenschaften 1847. No. 2, Februar 15. und No. 5, April 26.
7. Derselbe, Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Struktur der Ganglien. Leipzig 1847.
8. Derselbe, Artikel: Sympathischer Nerv, Ganglienstruktur und Nervenendigung, im 3. Bande von Wagner's Handwörterbuch der Physiologie.
9. Derselbe, Ueber den feineren Bau des elektrischen Organs im Zitterrochen. Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. III, 1847.
10. A. Ecker, Einige Beobachtungen über die Entwicklung der Nerven des elektrischen Organs von Torpedo Galvanii. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. I, 1849.
11. H. Müller, Zur Demonstration der Nerven im elektrischen Organ. Verhandlungen der physik.-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. Sitzung vom 4. Januar 1851. Würzburg 1852, Bd. II.
12. Pacini, Sulla struttura intima dell' organo elettrico del Gimnoto e di altri pesci elettrici. Gazzetta medica italiana — Federativa — Toscana. — Firenze 1852.
13. R. Remak, Ueber die Enden der Nerven im elektrischen Organ der Zitterrochen. Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissensch. Medicin. Jahrgang. 1856.

14. A. Kölliker, Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre, angestellt in Nizza im Herbste 1856. I. Ueber die Endigungen der Nerven im elektrischen Organ der Zitterrochen. Verhandlungen der physik.-medicin. Gesellschaft in Würzburg. Bd. 8, 1858, p. 2.

15. M. Schultze, Ueber die elektrischen Organe der Fische. Bericht über die Sitzungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle im Jahre 1857, Sitzung vom 28. November, p. 16. In den Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Bd. IV. 1858.

16. Derselbe, Zur Kenntniss der elektrischen Organe der Fische. II. Abtheilung: Torpedo. Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft zu Halle. Bd. V, 1856, p. 15.

17. Fr. Boll, Beiträge zur Physiologie von Torpedo. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Jahrgang 1873.

18. Derselbe, Die Struktur der elektrischen Platten von Torpedo. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. X, p. 101, 1874.

19. Derselbe, Die Struktur der elektrischen Platten von Malapterurus. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. X, p. 242, 1874.

20. Derselbe, Neue Untersuchungen zur Anatomie und Physiologie von Torpedo. IV. Die Struktur der elektrischen Platten von Torpedo. Monatsberichte der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Berlin 1875, p. 716.

21. Derselbe, Neue Untersuchungen über die Struktur der elektrischen Platten von Torpedo. Archiv für Anatomie, Physiologie u. wissenschaftliche Medicin. Jahrgang 1876.

22. Derselbe, Nuove ricerche sulla struttura delle piastre elettriche della torpedine. Atti della Reale Accademia dei Lincei Ser. II. Tom. III, 1876.

23. Derselbe, Sur la structure des plaques électriques. Journal de micrographie I, 1877.

24. De Sanctis, Embriogenia degli organi elettrici delle torpedini e degli organi pseudoelettrici delle Raje. Atti della R. Accademia delle science Fisiche e Matematiche di Napoli. Vol. V, 1872. War mir nicht zugänglich; ist mir nur durch die Referate Boll's im Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1873 und in seiner 1874 erschienenen Arbeit (18) bekannt. Die zahlreichen, theilweise recht groben Irrthümer De Sanctis sind hierin schon von Boll zum Theil berichtigt worden.

25. Derselbe, Embryogénie des organes électriques de la torpille et des organes pseudoélectriques de la raie. Journal de Zoologie p. Gervais II. Auszug aus der vorigen Arbeit.

26. Girardi, Saggio di osservazioni anatomiche intorno agli organi elettrici delle torpedini. Memorie di Matematica e Fisica della

Società italiana. Tomo III, Verona 1876. Nach Ciaccio citirt; war mir nicht zugänglich.

27. Ciaccio, Intorno al finale distribuimento dei nervi nell' organo elettrico della Torpedine (Torpedo Narke Risso). Archivio per la Zoologia, l'Anatomia e la Fisiologia, publicato per cura dei professori S. Richiardi e G. Canestrini (Edizione di soli 100 esemplari). Serie II, Vol. II, Fascicolo I, Marzo 1870. War mir nicht zugänglich; der Inhalt ist mir durch das Referat von Boll im Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1873, p. 677 bekannt.

28. Derselbe, Intorno all' intima tessitura dell' organo elettrico della Torpedine (Torpedo narke). Rendiconti dell' Accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna. Sessione del 21. Maggio 1874. Deutsch in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre. XI. Bd. 1876, p. XXIII.

29. Derselbe, Nuove osservazioni intorno all' intima tessitura dell' organo elettrico della Torpedine (Torpedo narke Risso e Torpedo Galvanii Bonap.) Lo Spallanzani, Rivista di Scienze mediche e naturali. Anno XIII, Fasc. X, Modena 1875. War mir nicht zugänglich; der Inhalt ist mir nur aus der kurzen Besprechung desselben durch Boll in seiner im Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin 1876 (21), p. 465 erschienenen Arbeit bekannt.

30. Derselbe, Della somiglianza tra la piastra elettrica e l'escitomotoria della torpedine e di alcune differenze che mostrano nella struttura loro i segmenti interanulari delle fibre nervee che vanno all' organo elettrico della stessa. Rendiconto dell' accademia delle scienze dell' Istituto di Bologna 11. Novembre 1875.

31. Derselbe, Osservazioni intorno al modo come terminano i nervi motori ne' muscoli striati delle torpedini e delle Razze e intorno alla somiglianza tra la piastra elettrica delle Torpedini e la motrice. Memorie della Accademia delle scienze dell' istituto di Bologna. Tomo VIII, Serie III. Bologna 1877.

32. Derselbe, Observations sur la terminaison des nerfs moteurs dans les muscles striés des torpilles et des raies et sur la rassemblance de la plaque électrique et de la plaque motrice de la torpille. Journal de micrographie 1878. Dasselbe, wie 31.

33. Derselbe, La terminaison des Nerfs dans les plaques électriques de la torpille. Journal de Micrographie 1888. Douzième année. p. 433.

34. Derselbe, Se la terminazione dei nervi nelle piastre elettriche delle torpedini sia un plesso o una rete o veramente nè l'uno nè l'altro, ma una cosa tutta speciale. Lo Spallanzani, Ser. II, Tomo 18. Roma 1888. War mir nicht zugänglich; ist, nach den Referaten zu urtheilen, dasselbe wie 33.

35. Ranvier, Sur les terminaisons nerveuses dans les lames électriques de la Torpille. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Akadémie des sciences. Paris. Tome 81. Séance du lundi, 20. Décembre 1875.

36. Derselbe, Dasselbe; Bulletin hebdomadaire de l'Association scientifique de France. T. XVII, 1876.

37. Derselbe, Sur l'organe électrique de la Torpille. Journal de Micrographie. I, 1877.

38. Derselbe, Leçons sur l'Histologie du Système nerveux. Tome second. Paris 1878.

39. Derselbe, Technisches Lehrbuch der Histologie, übersetzt von Dr. W. Nicati und Dr. von Wyss. Leipzig 1888.

40. Sihleanu, De' pesci elettrici e pseudo-elettrici. Dissert. libera. Napoli 1876. Ist nur eine Compilation; citirt nach den Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Hoffmann u. Schwalbe, Literatur 1876.

41. M. Ch. Rouget, Bulletins de l'Académie de Médecine. 1876.

42. Derselbe, Sur les terminaisons nerveuses dans l'appareil électrique de la Torpille. Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences. Paris 1876, Tome 81.

43. Derselbe, Sur l'appareil électrique de la Torpille. Deuxième note. Ebenda, Tome 83, Paris 1876.

44. Derselbe, Note sur la terminaison des nerfs dans l'appareil électrique de la Torpille. Ebenda, Tome 85, Paris 1877.

45. Derselbe, Note sur la terminaison des nerfs dans l'appareil électrique de la Torpille. Journal de micrographie, 1878.

46. Babuchin, Entwicklung der elektrischen Organe und Bedeutung der motorischen Endplatten. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1870.

47. Derselbe, Uebersicht der neuen Untersuchungen über Entwicklung, Bau und physiologische Verhältnisse der elektrischen und pseudoelektrischen Organe. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin. Jahrgang 1876.

48. Aug. Ewald, Ueber den Modus der Nervenverbreitung im elektrischen Organ von Torpedo und die Bedeutung desselben für die Physiologie der Entladung des Organs. Habilitationsschrift. Heidelberg 1881. Abgedruckt auch in Bd. IV, Heft 1 der Untersuchungen des physiologischen Instituts der Universität Heidelberg.

49. W. Krause, Die Nervenendigung im elektrischen Organ. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. III, 1886.

50. Derselbe, Die Nervenendigung im elektrischen Organ. Zweiter Artikel. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. IV, 1887.

51. Derselbe, Die Nervenendigung im elektrischen Organ. Dritter Artikel. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VIII, 1891.

52. Ramón y Cajal, Manual de histologia normal y de tecnica micrográfica. Valencia 1888. Citirt nach der Uebersetzung der betreffenden Stelle von W. Krause, Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VIII, p. 252—254.

53. G. Fritsch, Die elektrischen Fische. II. Abtheilung. Die Torpedineen. Leipzig 1890.

54. W. Wolff, Ueber die elektrische Platte von Torpedo. Verhandlungen der Berliner physiologischen Gesellschaft, VII. Sitzung vom 1. Februar 1884. Archiv für Anatomie und Physiologie. Physiologische Abtheilung. Jahrgang 1884, p. 180.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX, XXX u. XXXI.

Sämmtliche Abbildungen wurden nach Präparaten aus Querschnitten durch die Säulchen des elektrischen Organs von Torpedo Narce Risso gezeichnet, die nach der schnellen Golgi'schen Methode gewonnen wurden.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Elektrisches Stäbchennetz mit den Stäbchen und Stäbchenkombinationen, Endkügelchen der Stäbchen deutlich. Der rechte Theil des Netzes hat sich umgebogen, so dass der rechte Rand gebogen und umgefaltet ist; dadurch werden die vertikal hervorragenden Stäbchen und die Stäbchenkrümmungen sichtbar. Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$, Oc. 3.

Fig. 2. Auf einem Theil des Stäbchennetzes hat sich das dunkel gefärbte Nervenendnetz imprägnirt. Die Maschen des Nervenendnetzes folgen genau den Maschen des Stäbchennetzes, so dass ein geschlossenes Netz entsteht, dort, wo die Imprägnation eine vollständige geworden ist (grösster Theil der oberen Hälfte der Zeichnung). An den anderen Stellen ist die Imprägnation nur unvollkommen ausgefallen, so dass eine unregelmässige Arabesken-Zeichnung entstanden ist, stets entsprechend den Netzbalken des Stäbchennetzes. Nicht imprägnirte Maschen des Stäbchennetzes verbinden die stumpfen,

abgerundeten Seitensprossen der Arabesken-Zeichnung. Links oben hat sich das dunkle Nervenendnetz eine Strecke weit isolirt gefärbt, ohne dass es dort zur Ausprägung des Stäbchennetzes gekommen wäre. Zwei zu dem Nervenendnetz an gesonderten Stellen hinzutretende kurze Nervenstümpfe sind in der Zeichnung fortgelassen, um die Uebersichtlichkeit derselben nicht zu stören. Vergrösserung wie in Fig. 1.

Fig. 3. Theil eines grossen Stäbchennetzes, auf welchem sich fleckenweise Theile des Nervenendnetzes imprägnirt haben. Vollkommen geschlossene Maschen des Nervenendnetzes auf dem Stäbchennetze setzen sich mit je einem Nervenendfaden in direkte Verbindung und hängen durch eine nicht vollständig ausgefärbte Brücke des Nervenendnetzes auf dem Stäbchennetz unter sich zusammen. Drei andere Endäste desselben Nervenstammes treten mit vollständig imprägnirten Abschnitten des Nervenendnetzes in Zusammenhang, welche isolirt liegen, ohne dass es hier zur Färbung des Stäbchennetzes gekommen wäre (vgl. die folgende Tafel). Endkügelchen der Stäbchen und Stäbchenkombinationen auf dem Stäbchennetz deutlich. Vergrösserung wie in Fig. 1.

Tafel XXX.

Fig. 4. Drei Nervenbäumchen mit den Wagner'schen Geweihfasern. Dazwischen ein sich verzweigender, feiner, varicöser Faden, wohl die letzte Ausstrahlung eines Astes einer Gallertzelle. Zeiss Obj. A, Oc. 5.

Fig. 5. Ein Nervenbäumchen, an welchem sich, in Verbindung mit den Endästen, an mehreren Stellen blasse Netze (ohne Stäbchen) gefärbt haben. Braune Imprägnationen gehen auf den Maschen des Netzes in der Richtung der Endfasern von der Verbindungsstelle der letzteren mit dem Netz aus. Vergrösserung wie in Fig. 4.

Fig. 6. Ein Nervenendfaden in Verbindung mit einem Stück des blassen Netzes ohne Stäbchen aus einem der vorigen Präparate (Fig. 8) bei starker Vergrösserung (Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$). Zwei braun imprägnirte Stränge verlaufen auf dem Netz in der Richtung des zutretenden Nerven. Ausserdem sind hier und da Stellen des Netzes dunkel imprägnirt. In dem linken unteren Viertel tritt auf den Maschen eine Punktirung (Boll's elektrische Punktirung) deutlich hervor, bedingt durch die Färbung der Endkügelchen der Stäbchen und Stäbchenkombinationen, deren mittlerer Theil ungefärbt geblieben ist.

Fig. 7. Uebersichtsbild über die Nervenverzweigungen und die dunklen isolirt gefärbten Nervenendnetze in Verbindung mit den nervösen Endzweigen. Das Stäbchennetz ist hier nicht zur

Imprägnation gekommen. Unvollständige Färbung: viele Endäste der Nerven scheinbar frei endigend; von der Membran des Nervenendnetzes nur Stücke gefärbt; nur links unten ist ein grösserer Abschnitt dieser terminalen Netzmembran zusammenhängend imprägnirt. Die Stücke der Nervenendnetze benachbarter Nervenstämmchen hängen hier und da zusammen, so dass die Endnetze kontinuirlich in einander übergehen. Zeiss Obj. A, Oc. 2.

Fig. 8. Nervenfaden im Zusammenhange mit einem Stück des dunklen Nervenendnetzes aus dem vorigen Präparat bei starker Vergrösserung. Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$. Unvollständige Imprägnation: Arabesken-Zeichnung. An vielen Stellen werden die stumpf endigenden, sprossenartigen Fortsätze und Höcker durch blass gefärbte Netzzüge des dünnen Stäbchennetzes, an dem die Stäbchen aber nicht gefärbt sind, verbunden, so dass dadurch an vielen Stellen die Arabesken-Zeichnung zu einem vollständigen Netz ergänzt wird. In den hellen Lücken an den dunklen Netzzügen hier und da dunkle Pünktchen, bisweilen mit den Netzzügen durch schmale Stiele verbunden: die gefärbten Endkügelchen der Stäbchen auf dem an diesen Stellen nicht sichtbar gewordenen Stäbchennetz; von den Stäbchen sind hier nur geschrumpfte Theile in Gestalt der Stiele sichtbar.

Fig. 9. Eine ähnliche Stelle wie Fig. 8 (bei etwas schwächerer Vergrösserung). Unvollkommene Imprägnation: schöne Arabesken-Zeichnung; die Vorsprünge hier nicht durch Züge des Stäbchennetzes verbunden, da das Stäbchennetz vollständig ungefärbt geblieben ist. In dem oberen Theil der dunklen Netzzüge mehrere helle Punkte (siehe Text). In den Lücken an den dunklen Netzbalken zahlreiche oft mit Stiel versehene Pünktchen von gleicher Grösse: die Endkügelchen der Stäbchen, deren mittlerer, anscheinend geschrumpfter Theil hier und da die feinen Stiele bildet, meist aber ungefärbt geblieben ist.

Fig. 10 und 11. Gallertzellen mit Kern und Fortsätzen. Zeiss Obj. D, Oc. 2.

Fig. 12. Ein Protoplasmafortsatz einer Gallertzelle mit den feinen Reiserchen bei starker Vergrösserung (Winkels homgene Immersion $^1/_{24}$).

Tafel XXXI.

Fig. 13. Uebersichtsbild (bei ganz schwacher Vergrösserung) über die flitterartigen imprägnirten Stücke der Gerüstsubstanz.

Fig. 14. Uebersichtsbild über einen grösseren Abschnitt der elektrischen Lamelle mit zusammenhängend imprägnirter Gerüstsubstanz des dorsalen Theiles. Blattrippenartige Faltungen. Zellhöhlen

mit Kern, z. Th. auf der einen Seite kapselartig geschlossen. Links totale Imprägnation der Lamelle (siehe Text). Zeiss Obj. A, Oc. 2.

Fig. 15. Imprägnirte Gerüstsubstanz bei stärkerer Vergrösserung (Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$). Netzgerüst der mit eingelagerten Körnchen versehenen Fädchen. An der einen (ventralen) Fläche hebt sich das grobmaschige Netz von der übrigen Gerüstsubstanz deutlich ab. In die Hohlräume des Netzgerüstes und an dessen unterer Grenze sind gröbere, meist mit Delle versehene Körner eingelagert (seltenerer Befund; meist sind die Körner nicht zur Darstellung gekommen). Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$.

Fig. 16. Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$. Aus einem schon etwas abgeblassten Präparat mit sehr unvollkommener Färbung der Gerüstsubstanz. Die Fädchen des Gerüstnetzes sind schon farblos geworden und unsichtbar. Nur die in die Fädchen eingelagerten Körnchen sind zum Theil deutlich und deuten den Verlauf der Gerüstfädchen an. Die meist mit Delle versehenen Körner intensiv gefärbt.

Fig. 17. Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$. Unvollkommene Färbung. Stück vom Rande eines in grösserer Ausdehnung gefärbten Netzgerüstes. Das grobmaschige Netz der ventralen Fläche der Gerüstlamelle zum Theil isolirt gefärbt. Eingelagerte Körnchen und Körner.

Fig. 18, 19, 20. Winkels homogene Immersion $^1/_{24}$. Zellkapseln der Gerüstsubstanz, welche die Zelle mit dem grossen Kern und Kernkörperchen einschliessen.

Fig. 18. Kapsel auf der einen Seite von einer dünnen Fortsetzung der Gerüstsubstanz vollkommen geschlossen, feinstes Netzgerüst mit deutlichen Maschenzügen des grobmaschigen Netzes.

Fig. 19. Kapsel, auf der einen Seite nur unvollkommen geschlossen; Körnchenführende Fäden isolirt zu verfolgen.

Fig. 20. Zellkapsel, auf beiden Seiten offen. Anscheinend homogener Zellleib, Kern und Kernkörperchen sichtbar.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Ueber die Anlage der Hypophyse bei Sauriern [1]).

Von

E. Gaupp.

Hierzu Tafel XXXII und XXXIII.

Die Untersuchungen über die Anlage der Hypophyse wurden bisher hauptsächlich von dem Interesse geleitet, die Frage, ob das Organ aus dem Epiblast oder Hypoblast seinen Ursprung nehme, zu entscheiden. Es dürfte bekannt sein, dass, nachdem für die Reptilien C. K. Hoffmann[2]) dem Hypoblast die hauptsächlichste Rolle hierbei zugeschrieben, bald darauf durch Orr[3]) auch für diese Wirbelthierklasse jene Frage zu Gunsten des Epiblast beantwortet ist. Hierauf einzugehen, lag nicht in meiner Absicht.

Die Fragestellung bedingte die Methode der Untersuchung, welch' letztere naturgemäss wesentlich an Sagittalschnitten vorgenommen wurde. Dabei konnte denn leicht eine Thatsache übersehen werden, die auf Frontalschnitten durch Köpfe von

1) Auf den im Folgenden mitzutheilenden Befund einer mehrfachen Anlage der Hypophyse bei den Sauriern machte seinerzeit Herr Professor Born meinen früheren Collegen Dr. Eckardt aufmerksam. Dr. Eckardt verfertigte auch einige Modelle (Figg. 2, 4—7), liess aber dann in Folge seines Uebertritts in die Praxis den Gegenstand liegen. Da über die Entwicklung der Hypophyse bei den Reptilien erst wenige Angaben vorliegen, und in diesen, soweit ich die Literatur kenne, der obige Befund, der doch nicht ohne Interesse ist, nicht erwähnt wird, so nahm ich ihn, unter Mitbenutzung des mir in dankenswerthester Weise zur Verfügung gestellten Eckardt'schen Untersuchungsmateriales, wieder auf und erlaube mir ihn im Nachfolgenden vorzulegen.

2) C. K. Hoffmann, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrbuch. Bd. 11. 1885.

3) H. Orr, Contribution to the Embryology of the Lizard. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.

Saurier-Embryonen um so eher sich bemerkbar macht und im Nachfolgenden mitgetheilt werden soll.

Es handelt sich um eine dreifache Anlage der Hypophyse. Figg. 1 u. 2 zeigen dieselbe auf dem Querschnitt und in plastischer Reconstruction bei einer Anguis fragilis von 2,5 mm Kopflänge; die Figg. 3—5 zeigen das Gleiche bei einer Lacerta agilis von 2,42 mm Kopflänge. Man bemerkt an der entsprechenden Stelle des Rachenhöhlen-Daches zunächst eine mittlere unpaare Grube (M. K.), die sich von vorn nach hinten vertieft, und deren cerebralwärts gewendeter Boden dem Gehirn bereits jetzt aufs Engste anliegt. Auf diese frühzeitige innige Verlöthung der mittleren Hypophysentasche mit dem Gehirn möchte ich besonders aufmerksam machen.

Jederseits nun von dieser „Mittelgrube" oder „Mittelknospe", wie man sie nennen könnte, findet sich noch eine besondere kleine, auf- und seitwärts gerichtete Epithel-Einstülpung, die den unteren Gehirn-Umfang nicht erreicht. (Fig. 1 L.K.) In der plastischen Reconstruction (Fig. 2 Ansicht von der Rachenhöhle aus; Fig. 5 Hinter-Ansicht, von einem etwas älteren Lacerta-Stadium) erscheinen diese „Lateralknospen" als längliche spaltförmige Einsenkungen, die sich ebenfalls von vorn nach hinten[1]) etwas vertiefen und von der mehr rundlichen mittleren Grube durch ziemlich beträchtliche ventralwärts vorspringende Wülste getrennt sind. Diesen Wülsten (W. der Fig. 2) liegen, wie Quer-

1) Die Bezeichnungen „vorn" und „hinten" sind natürlich streng genommen nicht ganz richtig, da es sich vielmehr, in Folge der Kopfkrümmung, wesentlich um „unten" und „oben" handelt. Da ich aber nicht glaube, dass sie missverstanden werden können, so habe ich sie der Einfachheit halber beibehalten. Auf dem Sagittalschnitt sind die Verhältnisse von Orr (l. c.) z. B. in Fig. 50 D auf Pl. XV dargestellt. Ich mache hier noch darauf aufmerksam, dass sich hinter der Hypophysentasche noch eine zweite Einstülpung findet, die wohl der von Seessel (Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877. p. 464) für das Hühnchen geschilderten entspricht. Auf Fig. 9 ist sie dargestellt. Auch das Modell Fig. 8 zeigt sie hinter dem Hypophysen-Stiel. Ueber ihr Verbleiben bei den Sauriern konnte ich bisher constatiren, dass sie sich abschnürt und dann ein kleines rundes Epithelkörperchen darstellt, das noch bei Lacerta-Embryonen von 47 mm Länge sehr schön entwickelt ist. Weiter habe ich es nicht verfolgt. Einen Zusammenhang mit der Hypophyse, wie ihn Seessel für das Hühnchen beschreibt, konnte ich bei Sauriern nicht entdecken.

schnitte lehren, zwei Venen zu Grunde, die lateral von der Mittelknospe subepithelial in sagittaler Richtung verlaufen (Figg. 1 und 3 V). In dorsaler Ansicht erscheint somit die epitheliale Mittelknospe von den beiden Lateralknospen getrennt durch je eine Rinne, in der eine der erwähnten Venen verläuft. Die beiderseitigen Venen stehen mehrfach mit einander in Verbindung: dicht vor der „Mittelknospe" durch eine engere, hinter ihr durch eine weitere Quer-Anastomose, welch' letztere zwischen dem oberen Umfang jener Knospe und dem Gehirn liegt; dazu kommt noch eine Verbindung, die die Mittelknospe von unten her umgreift, so dass diese also allseitig von venösen Gefässen umgeben ist. Von der hinteren Quer-Anastomose führt jederseits ein beträchtliches Gefäss in den weiten Abzugs-Canal, der das Blut aus dem Sinus der Orbita herausführt und weiter hinten in die Vena jugularis interna sich fortsetzt[1]). Vorn scheint der erwähnte Venenring noch mit Venen der Hirnhäute zusammenzuhängen. Im Bereich der drei Knospen ist das Epithel verdickt und diese Verdickung setzt sich auch noch eine Strecke weit nach vorn am Dache der Mundhöhle fort, auf Parthieen, die bei fortschreitender Entwicklung auch mit in die Hypophysen-Anlage einbezogen werden. Von weiteren, topographisch bemerkenswerthen, Beziehungen wäre dann noch zu erwähnen, dass dicht neben jeder Lateralknospe die Carotis cerebralis zur Seitenfläche des Gehirnes aufsteigt, dicht vor dem oben erwähnten hinteren Abzugscanal des Sinus circularis. (Fig. 1, 3 Car. cer.) — Scelet-Theile sind zur Zeit noch nicht angelegt.

Im weiteren Verlaufe vertiefen sich nun die drei Ausbuchtungen, gleichzeitig aber beginnen sie sich alle drei gemeinsam vom Epithel der Mundschleimhaut abzuschnüren, indem der periphere Grenzrand der ganzen Anlage — d. h. hinterer Rand der Mittelgrube und laterale Ränder der beiden Seitenspalten — nach vorn und innen vorwächst, damit die drei einzelnen Eingänge in die Tiefe versenkt und einen gemeinsamen Raum schafft,

1) cf. M. Weber, Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien. Arch. f. Naturgeschichte. XXXXIII, Bd. 1, p. 300. Erwähnt sei, dass auch Rathke (Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839, p. 176) einen die Hypophyse umgebenden Venenring beschreibt. — Aeste der inneren Carotiden konnte ich nicht wahrnehmen; dieselben müssen, wenn vorhanden, sehr fein sein.

in den jederseits eine Lateralknospe, und von oben her die Mittelknospe einmündet. (Fig. 2, 4, 6.) Schon beim Beginn dieses Abschnürungsprocesses erhält die ganze Anlage — wenn plastisch dargestellt — eine Kleeblattform, doch ist zu bemerken, dass zunächst das Kleeblatt senkrecht zur Gehirnaxe an dieser Stelle orientirt ist (Fig. 4, die Einschnitte zwischen den drei „Knospen" werden durch die Venen-Rinnen gebildet), während später die Mittelknospe sehr stark nach hinten auswächst, hinter die beiden Lateralknospen zu liegen kommt, und damit das Kleeblatt gewissermaassen an der Unterfläche des Gehirnes in eine mit dieser parallele Ebene umgelegt wird. (Fig. 6.)

Das Modell Fig. 6 stellt die Verhältnisse bei einem Anguis-Embryo von 3,06 mm Kopflänge dar: man bemerkt in der Ventral-Ansicht eine gemeinsame rundliche Oeffnung, durch die man aus der Mundhöhle zunächst in einen niedrigen Vorraum gelangt. Von hier nach hinten geht es dann in einen gemeinsamen Raum, in den von hinten her die Mittelknospe, von beiden Seiten her die Lateralknospen einmünden. Das Lumen der drei Knospen ist sehr eng. Die Mittelknospe ist nach wie vor mit dem Gehirn sehr fest verbunden; die beiden Lateralknospen erreichen dasselbe noch nicht.

Fig. 7 (Anguis frag., 3,9 mm Kopflänge), an der die Mundschleimhaut genau an der Einmündungsstelle der Hypophyse abgeschnitten ist, lässt dann erkennen, wie die Abschnürung jetzt circulär vorschreitet. Dies geschieht in der Weise, dass die weite Communicationsöffnung zwischen Mundhöhle und Hypophyse gleichmässig von allen Seiten verengt wird, so dass der Abschnürungsstiel ungefähr in der Mitte der Ventralfläche der Hypophyse (allerdings etwas näher dem vorderen Umfange) sich bildet und damit der „Vorraum" des vorigen Stadiums in einen besonderen vorderen Blindsack umgewandelt wird. (Fig. 7 V. K.) Wenn dieser Process vollendet ist, und der Zusammenhang des Organes mit seinem Mutterboden nur noch durch einen soliden Epithelstrang hergestellt wird, wie in Fig. 8 (Lacerta agilis von 25 mm Gesammt- und 4 mm Kopflänge), so ist aus dem ursprünglich dreilappigen Organ ein vierlappiges geworden: der hintere Lappen ist die ursprüngliche Mittelknospe, die beiden seitlichen die Lateralknospen, und der vordere ist erst zuletzt hinzugekommen und entspricht dem erst secundär entstandenen „Vorraum".

— Da das durch Fig. 8 repräsentirte Stadium in gewissem Sinne den Höhepunkt in der Ausbildung der epithelialen Anlage der Hypophyse darstellt, so muss ich bei demselben noch einen Augenblick verweilen.

Zunächst wäre über die Lage des vorderen, secundär angegliederten Blindsackes noch Folgendes zu bemerken.

Wie oben erwähnt, ist die ursprüngliche Mittelknospe von einem Venenring umgeben, dessen Seitenschenkel in den beiden Rinnen medial von den Lateralknospen verlaufen. Bei der gemeinsamen Abschnürung des Organes bildet sich nun der „Vorraum" aus dem Bezirk des Decken-Epithels, der vor dem vorderen Querschenkel jenes Ringes gelegen ist, und auf den sich schon vorher die Epithelverdickung fortsetzte. Daher bleibt zwischen seiner Decke und der Unterfläche des Gehirnes ein mit blutgefässführendem Gewebe erfüllter Zwischenraum, während seine vordere Kuppel wieder enger dem Gehirn anliegt. Die Figg. 8 und 9 erläutern dies wohl zur Genüge; Fig. 9 zeigt aber auch, wie in der Folge die hintere, dem Gehirn von jeher eng verbundene, Knospe (ursprüngliche „Mittelknospe"), die jetzt zweckmässig als „Terminalknospe" (Fig. 8, 9 T. K.) bezeichnet werden kann, ihre sagittale Ausdehnung beibehält, während an dem davor gelegenen Abschnitt sich die Decke unter gleichzeitiger Zunahme jenes eben erwähnten blutgefässführenden Gewebes herabsenkt. Dies Herabsenken erfolgt in der Richtung von vorn oben nach hinten unten und führt, während das ganze Organ sich von dem Mundepithel abschnürt, zugleich zur beträchtlichen Verengerung seines Lumens. Die beiden Figuren (8 u. 9) dürften besser als Beschreibungen die betreffenden Verhältnisse illustriren, und mache ich nur noch darauf aufmerksam, dass sie durchaus den Figg. 26 und 27 auf Taf. X bei C. K. Hoffmann entsprechen.

Ueber das Verhalten der beiden Lateralknospen bis zu diesem Stadium ist noch Folgendes nachzutragen. Die beiden ursprünglich hohlen Gebilde sind die Theile der Hypophyse, die zuerst ihr Lumen verlieren. Sie stellen dann solide Körper dar, die durch einen ebenfalls soliden Stiel mit der Hauptmasse des Organes zusammenhängen. Allmählich wächst dann dieser Stiel auch so weit aus, dass die beiden Epithelknospen das Gehirn erreichen. Sie liegen alsdann dem unteren seitlichen Umfang des

Zwischenhirnes an, in eine flache Delle desselben eingebettet, zwei längliche, aus rundlichen Zellen bestehende, Gebilde darstellend. (Fig. 8L. K.)

Schliesslich ist noch zu erwähnen, dass in der Zwischenzeit auch die Verknorpelung des Primordial-Craniums erfolgt ist. Nach Vollendung derselben (Anguis fragilis von c. 36 mm Gesammt- und 4,5 mm Kopflänge, Lacerta agilis von c. 20 mm Gesammtlänge) liegt die Hypophyse in der „Hypophysen-Fontanelle" der knorpligen Schädelbasis, von deren Form und Anordnung die Abbildung bei Leydig eine ganz gute Vorstellung giebt[1]). Die Fontanelle besitzt, wie dort ersichtlich, die Form eines Dreiecks mit vorderer Spitze, ihre Seitenbegrenzung bilden die beiden auf dem Querschnitte runden Trabeculae cranii, die sich nach vorn hin vereinen. Auch auf dem Stadium der Fig. 8, wo die Hypophyse nur noch durch einen Epithelstrang mit dem Mundhöhlen-Epithel in Verbindung steht, ist die Hypophysenfontanelle noch offen, erst später wird sie durch das Parasphenoid verschlossen.

Von den weiteren Veränderungen, die die Hypophyse durchmacht, seien zunächst die erwähnt, welche die Hauptmasse des Organes betreffen. Dieselben sind in den wesentlichen Punkten durchaus dieselben, die Mihalkowics[2]) für die Säuger beschrieben hat, und entfernen sich in demselben Maasse von den Verhältnissen bei den Vögeln. Es sind somit zu betrachten: die gänzliche Abschnürung des Hypophysensäckchens, Bildung der Schädelbasis, Entstehung des Trichterfortsatzes und Umwandlung des hohlen Säckchens in ein solides drüsenähnliches Organ.

Was die Abschnürung betrifft, so erfolgt dieselbe unter Atrophie des Epithelstieles und Verschluss der Hypophysenfonta-

---

1) Leydig, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872. Taf. II, Fig 28 u. 29 An der Basis des Knorpelcraniums der Saurier finden sich zwei Fontanellen, von denen nur die vordere der Hypophysenfontanelle der übrigen Wirbelthiere entspricht. („Fenestra basi-cranialis" nach der von mir für das Anuren-Cranium gebrauchten Nomenclatur.) Die viereckige dahinter gelegene wird von der Chorda durchsetzt und bezeichnet nur eine Lücke, an der die Verknorpelung des Primordial-Craniums unterbleibt. Eine genaue Darstellung des Saurier-Knorpelcraniums habe ich in Vorbereitung und gehe daher hier auf den Punkt nicht näher ein.

2) Mihalkowics, V. v., Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XI. 1875.

nelle durch das Parasphenoid. (Fig. 11 P. sph.) Auf dem Stadium, dem die Figg. 10 und 11 entsprechen (Lacerta agilis von 47 mm Gesammt- und 7 mm Kopflänge), wurde das Parasphenoid noch von dem dünnen Epithelstiel durchsetzt. Bei Anguis-Embryonen von 60 mm Länge ist der Stiel völlig atrophirt, das Parasphenoid gut ausgebildet. Auch bei fast erwachsenen Lacerten ist von dem Stiel nichts mehr zu sehen, derselbe geht also völlig zu Grunde, wie bei den Säugern. Eine Verknorpelung, wie bei den Säugern, findet sich bei den Sauriern an der entsprechenden Stelle der Schädelbasis niemals; der Theil des „Keilbeines" der Saurier, auf dem die Hypophyse beim erwachsenen Thiere ruht, und der sich nach vorn in die bekannte lange Spitze (die „Deichsel", wie Hallmann ganz bezeichnend sagt) fortsetzt, ist als selbstständiger Deckknochen, Parasphenoid, angelegt und erst secundär mit dem primordialen Antheil des Keilbeines verwachsen, das demnach, wie so manche Schädelknochen der Säuger, einen Knochencomplex darstellt[1]).

Durch die Entstehung des Trichterfortsatzes erleidet dann die Hypophyse, die schon vorher (Fig. 9) auf dem Sagittalschnitt eine Hufeisenform anzunehmen begann, eine weitere Zusammenkrümmung, die aus einem Vergleich der Figg. 9 u. 10 deutlich wird. Die Bildung des Processus infundibuli nimmt ihren Anfang bei Anguis-Embryonen von c. 36 mm Gesammt- und 4,5 mm Kopflänge; Embryonen von Lacerta agilis zeigen dieselbe bei einer Länge von c. 30 mm. Durch den von oben hinten andrängenden Trichterfortsatz wird, wie bei den Säugern (cf. Fig. 11 auf Taf. XXII bei Mihalkowics) die „Terminalknospe" (T. K.) gegen den übrigen Theil der Hypophyse angedrückt, so dass die beiden Schenkel des Hufeisens nur durch einen engen Spalt getrennt bleiben, der mit blutgefässführendem Gewebe erfüllt ist. (Fig. 10.)

Gleichzeitig beginnt, von vorn nach hinten fortschreitend, die Umwandlung des hohlen Säckchens in ein

1) Ueber das Sphenoid der Saurier gehen die Angaben und Ansichten gründlich auseinander. Die obige Auffassung habe ich an anderer Stelle bereits einmal ausgesprochen (Morph. Arbeiten Bd. II, Heft 2, p. 200). Parker und Bettany erwähnen das Parasphenoid, ebenso C. K. Hoffmann (im „Bronn"); was letzterer aber dann unter dem „Praesphenoid" versteht, konnte ich bisher nicht erkennen.

solides Organ — durch Aneinanderlagerung der Wände — und die Entwicklung von soliden Epithelschläuchen in das umgebende Gewebe. Auf dem Stadium der Fig. 10 (Lacerta agilis von 47 mm Gesammtlänge) hat der vorderste Theil des unteren Hypophysen-Schenkels sein Lumen verloren und ist zu einem soliden Epithelkörper geworden, der nebenbei auch seine bisher vorhandenen innigen Beziehungen zum Gehirn aufgegeben hat[1]). Bei Anguis-Embryonen von 60 mm Gesammt- und 5 mm Kopflänge ist der ganze untere Schenkel solide und nur die „Terminalknospe" noch hohl. Ganz dasselbe, nämlich das lange Hohlbleiben der Terminalknospe, hat auch Mihalkowics für die Säuger festgestellt.

Wie bei diesen, so treibt denn auch bei den Sauriern das Epithel des unteren Hypophysen-Schenkels solide Sprossen in das umgebende blutgefässführende Gewebe. Fig. 11 zeigt diesen Process am hinteren Abschnitt des unteren Schenkels, bei demselben Object, nach dem das Modell Fig. 10 angefertigt ist. Auch dieser Process schreitet von vorn nach hinten vor und führt schliesslich zu einer Auflösung, zunächst des unteren Hypophysenschenkels, in ein Netzwerk solider Epithelbalken, zwischen denen sich Bindegewebe und sehr zahlreiche Blutgefässe ausbreiten, wie das für die Säuger bekannt ist. Doch muss ich bemerken, dass ich von einem wesentlichen Antheil von Carotiden-Aesten, wie ihn W. Müller[2]) und Mihalkowics beschreiben, bei Sauriern Nichts sehen kann; die Bluträume, in die sich die Epithelsprossen einsenken, scheinen mir vielmehr venöser Natur zu sein, aus dem schon vorher vorhandenen Venenring hervorgegangen. Seinen Abfluss findet das venöse Blut auch jetzt noch durch ein weites Gefäss, das jederseits aus der ursprünglichen „hinteren Quer-

1) Meine Fig. 10 entspricht durchaus den Figg. 11 und 12 von Mihalkowics, der auch für die Säuger des oben erwähnten soliden Fortsatzes Erwähnung thut. Nur lässt Mihalkowics denselben erst secundär, nach der Abschnürung des Säckchens, und dann von vornherein als solide Epithelwucherung auftreten (l. c. p. 416), während er bei den Reptilien, wenigstens in der Hauptsache, aus dem ursprünglich hohlen Vorderlappen des Organes, der sich schon während der Abschnürung ausbildete (Figg. 6—10) hervorgeht.

2) W. Müller, Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. VI. 1871.

anastomose" lateralwärts in den schon erwähnten Abzugscanal des Sinus orbitalis führt. (Fig. 11 V.) Die „hintere Queranastomose" bildet jetzt einen unpaaren, zwischen Proc. infundibuli und Terminalknospe gelegenen Blutraum. Die übrigen vorher unterscheidbar gewesenen Gefässe sind als solche jetzt nicht mehr erkennbar, infolge der Durchwachsung von Seiten der Epithelsprossen.

Die Terminalknospe behält noch lange Zeit, wie Fig. 10 zeigt, ihr Lumen und bildet ein dorso-ventral abgeplattetes Säckchen, dem in einer Delle der Processus infundibuli aufliegt. So finde ich es auch noch bei Anguis-Embryonen von 60 mm Länge, bei denen der untere Theil der Hypophyse bereits einen durchweg soliden Körper darstellt, aus Epithelsträngen zusammengesetzten, die durch blutgefässführendes Gewebe getrennt sind. Später wird aber auch der obere Abschnitt (die Terminalknospe) noch solide, wie ich aus einer Serie von einer fast erwachsenen Lacerta agilis sehe. Uebrigens beschreibt auch Stieda[1]) für die erwachsene Schildkröte noch eine Zusammensetzung der Hypophyse aus zwei Abtheilungen, von denen die obere sich durch ihre sehr innige Verbindung mit dem Lobus infundibuli auszeichnet, die aber histologisch keinen bedeutenden Unterschied darbieten.

Was schliesslich die beiden Lateralknospen und ihr Schicksal angeht, so verliessen wir dieselbe auf einem Stadium, wo sie, durch Stiele mit dem Haupt-Organ verbunden, beiderseits dem unteren seitlichen Umfang des Zwischenhirnes anliegen. (Fig. 8.) Ein ähnliches Verhalten zeigen auch noch die ältesten von mir untersuchten Anguis-Embryonen (von 60 mm Länge). Bei älteren Lacerten (Lac. ag. 47 mm) dagegen lässt sich als weitere Fortbildung constatiren, dass sich die beiden Lateralknospen vom Hauptorgan abtrennen. Auf dem in Fig. 10 im Sagittalschnitt dargestellten Stadium finde ich die rechte Knospe noch gut entwickelt, die linke dagegen sehr reducirt dem Zwischenhirn anliegend, beide ohne Verbindung mit dem Hauptorgan. Ob sie beim erwachsenen Thiere ganz zu Grunde gehen oder erhalten bleiben, ist ein Punkt, über den ich leider augenblicklich noch kein abschliessendes Urtheil fällen kann, da mir nur erst eine Serie durch den Kopf einer fast erwachsenen Lacerta agilis zur Verfügung steht und auch der Erhaltungszustand dieser

1) L. Stieda, Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkröte. Ztschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXV. p. 396.

nicht tadellos ist. Doch finde ich an derselben am unteren Umfang des Zwischenhirnes (des Infundibulum) jederseits eine Anhäufung rundlicher Zellen, die, vor Allem nach ihrer Lage, Reste jener Epithelknospen sein könnten. Dieser Punkt erfordert um so mehr eine genaue Feststellung am geeigneten Materiale, als jene Zellgruppe sehr innig mit dem Gehirn verbunden ist, ja in die Substanz desselben eingesenkt ist, — was aber andrerseits wieder die Herleitung jener Zellanhäufung von den Lateralknospen der Hypophyse nicht unmöglich macht, da jene Knospen, wie erwähnt, schon auf früheren Stadien in eine Delle des Gehirnes eingebettet liegen, somit — mindestens topographisch — in innigere Beziehung zu ihm treten. Ich muss mich im Augenblick damit begnügen, die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt gerichtet zu haben, und will nur noch anfügen, dass ich bei einem jungen Platydactylus mauretanicus von 49 mm Länge die Lateralknospen, dem untern seitlichen Umfang des Zwischenhirns eingebettet, und sehr schön ausgebildet, finde, sowie, dass mir auch ein Embryo von Chelone viridis (ich verdanke den Kopf, der 7 mm lang ist, der Freundlichkeit des Herrn Professor Wiedersheim) sowie ein solcher von Podocnemis expansa (Kopflänge 15 mm, durch Herrn Professor Agassiz mir seiner Zeit aus dem Museum of Comparative Zoology freundlichst überlassen) Bilder zeigen, die auf ein ähnliches Verhalten der Hypophyse auch bei den Schildkröten schliessen lassen.

Aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass bei den Sauriern (und vielleicht bei allen Reptilien) die Hypophyse eine dreifache Anlage zeigt, indem sich ausser einer grösseren rundlichen „Mittelknospe“ noch zwei längliche „Lateralknospen“ vom Mundhöhlenepithel her einstülpen. Von diesen macht die Mittelknospe Veränderungen durch, die in allen wesentlichen Punkten denen gleichen, die von Mihalkowics bei den Säugern beschrieben sind, die beiden Lateralknospen werden vorübergehend mit dem Hauptorgan vereinigt, erlangen dann aber selbstständige Beziehungen zum Gehirn und lösen sich von der Hauptmasse der Hypophyse als solide Epithelkörper ab. Es scheint, als ob sie auch beim erwachsenen Thiere erhalten bleiben, doch sind hierüber weitere Untersuchungen nöthig.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII und XXXIII.

Fig. 1. Querschnitt durch die Hypophysen-Anlage eines Anguis-Embryo von 2,5 mm Kopflänge. M. K. Mittelknospe; L. K. Lateralknospe; Z. H. Zwischenhirn; Car. cer. Carotis cerebralis. V. Vene. Vergr. 70fach.

Fig. 2. Die Hypophysen-Anlage desselben Embryo, plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Ansicht von der Ventralseite und von vorne her. M. K. Mittelknospe; L. K. Lateralknospe; W. Wulst zwischen Mittel- und Lateralknospe, durch eine Vene bedingt (Fig. 1. V.). Originalgrösse des Modelles.

Fig. 3. Querschnitt durch die Hypophysen-Anlage einer Lacerta agilis von 2,42 mm Kopflänge. Etwas älteres Stadium, als das in Fig. 1 dargestellte. Bezeichnungen wie in Fig. 1. Vergr. 70fach.

Fig. 4. Die Hypophysen-Anlage desselben Embryo, plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Die Gesammtanlage ist etwas in die Tiefe versenkt, beginnt von hinten und von den Seiten her überwachsen zu werden. Bezeichnungen wie in Fig. 3. Originalgrösse des Modelles.

Fig. 5. Dasselbe Modell wie in Fig. 4, Ansicht von hinten her.

Fig. 6. Hypophyse einer Anguis fragilis von 3,06 mm Kopflänge. Plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Ansicht von der Ventralseite und von vorn her. Linkerseits ist die Mundschleimhaut am Eingang zu dem Hypophysensäckchen abgeschnitten, um die ganze Lateralknospe linkerseits freizulegen. M. K. Mittelknospe; L. K. Lateralknospe. Originalgrösse des Modelles.

Fig. 7. Hypophyse einer Anguis fragilis von 3,9 mm Kopflänge. Plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Ansicht von der Ventralseite und von vorn her. Das Mundepithel ist am Eingang zum Hypophysensäckchen circulär abgeschnitten. Der Pfeil deutet den Eingang zur Lateralknospe (rechterseits) an. Die Figur zeigt, wie sich der Eingangsraum, der in Fig. 6 noch weit mit der Mundhöhle communicirt, durch circuläre Abschnürung zu einer besonderen Vorder-Knospe (V. K.) umwandelt. Originalgrösse des Modelles.

Fig. 8. Hypophyse einer Lacerta agilis von 26 mm Gesammt- und 5 mm Kopflänge. Plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Ansicht der linken Hälfte. V. K. Vordere Knospe; L. K. Lateralknospe; T. K. Terminalknospe (frühere „Mittelknospe“); E. St. Epithelstiel, der die Hypophyse mit dem Mundepithel M. E. verbindet. Originalgrösse des Modelles.

Fig. 9. Medianschnitt durch die Hypophyse einer Lacerta agilis von 27 mm Gesammt- und 5 mm Kopflänge, also ziemlich dasselbe Stadium wie in Fig. 8. Vergr. 100fach. Bezeichnungen wie in Fig. 8.

Fig. 10. Hypophyse einer Lacerta agilis von 47 mm Gesammt- und 6 mm Kopflänge. Plastische Reconstruction bei 100facher Vergrösserung. Das Modell ist sagittal (nicht ganz genau median) durchschnitten und die rechte Schnitthälfte in medialer Ansicht zur Darstellung gebracht. V. K. Vorderknospe, zum grössten Theil solid, und von der Oberfläche aus Sprossen in das umgebende Gewebe treibend; T. K. Terminalknospe; Pr. inf. Processus infundibuli; E. St. Stelle, wo der Epithelstiel, der auf dem vorliegenden Stadium noch nicht völlig atrophirt war, ansetzt. Der Stiel selbst befindet sich an der anderen Hälfte. Originalgrösse des Modelles.

Fig. 11. Querschnitt durch die hintere Hälfte der Hypophyse, von derselben Serie, nach der das Modell Fig. 10 hergestellt ist. Vergr. 70fach. Pr. inf. Processus infundibuli; T. K. Terminalknospe; Trab. Trabekel; P. sph. Parasphenoid. V. Vene; Car. cer. Carotis cerebralis.

(Aus dem II. anatomischen Institute zu Berlin.)

Einige Ergebnisse über die Entwicklung, Zusammensetzung und Function der Lymphknötchen der Darmwand.

Von

Dr. med. **N. Czermack.**

Hierzu Tafel XXXIV, XXXV und XXXVI.

Im Herbste vorigen Jahres wandte ich mich an Herrn Prof. O. Hertwig mit der Bitte, mir ein Thema anzuweisen, zu dessen Bearbeitung mir ein leicht zu beschaffendes Material zur Verfügung stände. Als ein solches nannte mir Herr Prof. O. Hertwig die Lymphknötchen im Blinddarm des Kaninchens. Mit desto grösserem Vergnügen übernahm ich die Bearbeitung dieses Themas, da 2 Fragen an dasselbe gebunden sind, die mich schon lange interessirten: 1. die Reticulum-Entwicklung, die ich mit meinen früheren Beobachtungen über die Entwicklung des Knochen- und Knorpelgewebes vergleichen wollte, um zu sehen, in wie weit hier ein und derselbe Plan durchgeführt ist, 2. die Frage über die Grenze zwischen dem Epithel- und Bindegewebe, weil deren richtige Beantwortung für die allgemeinen morphologischen Anschauungen meiner Meinung nach von grösserer Bedeutung ist.

Als Material diente mir hauptsächlich der Blinddarm vom Kaninchen, welcher den Vortheil darbietet, dass man hier nicht nach Follikeln zu suchen braucht und ganz lebendiges Gewebe fixiren kann. Meerschweinchen dienten nur zum Vergleich. Vom Kaninchen habe ich eine ziemlich vollständige Reihe der verschiedenen Altersstufen untersucht: sogleich nach Geburt, 1tägiges, 5tägiges, 14tägiges, 1monatliches, 2monatliches (auch in hungerndem Zustande), dann erwachsene Thiere; von Embryonen: 10-, 15-, 17-, 24- und 28tägige (d. h. 2 Tage vor der Geburt).

Die Methode bestand in möglichst rascher Fixirung und möglichst schonender Erhärtung. Ich hoffte diese beiden Zwecke am besten zu erreichen, indem ich stark wirkende Flüssigkeiten nur kurze Zeit ($^1/_2$ Stunde) einwirken liess und zur Erhärtung die Stücke in schwächere Flüssigkeiten auf längere Zeit (12, 24 Stunden) übertrug. Am häufigsten wurde Chromessigsäure ($^1/_4$ % Chromsäure — 99, concentr. Essigsäure — 1) zur Fixirung angewandt. Nach $^1/_2$ Stunde wurden die Stücke in $^1/_8$ % Chromsäure für 12 und 24 Stunden übertragen; auch aus starker Flemming'scher Flüssigkeit wurden die Stücke in Chromsäure von solcher Concentration übertragen. Nachher wurden die Stücke in fliessendem Wasser gewaschen, dann in Alkohol steigender Concentration [von 35 % anfangend] entwässert. In Paraffin eingebettete Stücke wurden mittels Schiefferdecker-Becker'scher Mikrotome in Schnittserien zerlegt. Die Bänder wurden mittels Agar-Agar[1]) auf den Objektträger aufgeklebt.

Zur Färbung diente mir gewöhnlich Gentiana nach Bizzozero[2]) mit Eosinnachfärbung. Nach Sublimat und Pikrinsäure wurde auch Biondi'sche Färbung angewandt. Auch wurden viele andere Methoden (Verdauung, Maceration u. s. w.) angewandt; genauere Anweisungen werden später gegeben.

Um spätern Forschern die Arbeit möglichst zu erleichtern, habe ich die Literaturverzeichnisse in möglichst kleine Gruppen getheilt, und diejenigen Werke, welche nicht gerade den obigen Gegenstand behandeln, habe ich im Text als Anmerkung angegeben. Während der Arbeit fand ich Hilfe mit Rath und That

1) Nach A. Gravis: 0,5 Agar wird in 500 aq. dest. bis zur Aufquellung gelassen und nachher $^1/_4$ Stunde gekocht und durch dünne Leinwand filtrirt. Die Bänder werden auf den Objektträger mit dieser Flüssigkeit gelegt und vorsichtig erwärmt, bis sie faltenlos werden; den Ueberfluss von Agar muss man abgiessen und die Gläser über Nacht trocknen lassen.

2) Die Methode ist im Lehrbuche von Behrens, Kossel und Schiefferdecker (Das Mikroskop etc., S. 204) beschrieben: 5—10′ in Ehrlich'scher Flüssigkeit (Gentianaviolett 1, Alkohol 75, Anilinöl 3, aq. dest. 80) gefärbte Schnitte werden einige Secunden in Alkohol ausgewaschen, in Jodlösung (J—1, KJ—2, H_2O—300) für 2 Minuten übertragen, dann mehrmals aus alc. abs. in Chromsäure (1%) und zurück für einige Secunden übertragen; zuletzt färbe ich in 1% alk. Eosinlösung, wasche einige Secunden in alc. abs., Nelkenöl, und schliesse in Dammarlack ein.

sowohl bei Herrn Prof. O. Hertwig als auch bei seinem Assistenten, Herrn Dr. Kopsch, und beiden Herren will ich hiermit meinen herzlichsten Dank aussprechen.

I. Bau und Entwicklung des Follikels.

1. Blinddarm des Kaninchens.

Wenn man die Bauchhöhle des Kaninchens eröffnet, so findet man in der dicksten, gleich in die Augen fallenden Darmschlinge den Blinddarm. Wenn man von dem querliegenden Theile desselben anfangend zu dem links von der Mittellinie liegenden Theil übergeht, so findet man links und oberhalb der Harnblase den Anfang des Blinddarms, wo nahe bei einander die Einmündungen des Dick- und Dünndarms liegen. Wenn man hier den Darm eröffnet, so sieht man zwei Anhäufungen von Lymphfollikeln, eine grosse und eine kleinere, die durch ihre Dicke und durch hellere gelbliche Färbung von der übrigen Darmwand leicht unterscheidbar sind. Wenn man den Blinddarm von seinem queren Theil nach der rechten Körperseite und nach unten verfolgt, so findet man rechts von der Blase das blinde Ende, welches ziemlich nahe dem Anfang des Blinddarms liegt. So umschreibt das Coecum des Kaninchens einen fast vollständigen Kreis. Das letzte Viertel des Blinddarms unterscheidet sich deutlich von den übrigen 3 Vierteln. Sein Lumen ist 4mal kleiner, seine Wand aber etwa 6mal dicker; auch die Farbe mit ihrem schmutziggelblichen Ton hebt sich scharf ab von der dunkelgrauen Farbe der erweiterten drei Viertel. Dies ist eben die Stelle, wo die Lymphknötchen dicht an einander liegen: sie bedingen ebenso die Dicke der Darmwand als ihre gelbliche Farbe und ihre Unfähigkeit, sich zu erweitern. Man findet immer sehr wenig Inhalt in diesem letzten Viertel des Blinddarms. Um annähernd dieselben Stellen der Darmwand — des Vergleiches wegen — in verschiedenen Entwicklungstadien zu haben, nahm ich gewöhnlich 3 Stücke: das blinde Ende, ein Stück von der Grenze des follikelhaltigen und follikellosen Theiles und ein Stück, das ebensoweit von den beiden ersteren entfernt lag. Bei jungen Embryonen muss man den Blinddarm natürlich in toto erhärten und vollständige Serien von Längs- oder Querschnitten anfertigen.

Ich gehe jetzt über zur

2. Untersuchung der einzelnen Follikel.

Wenn man das Peritoneum abpräparirt, so sieht man, dass die Follikel ganz knapp an einander liegen und ihre Grundflächen in die lockere Submucosa bis zur Muscularis hineinragen. Die Mitte jedes einzelnen Follikels ist durch schwarze Pigmentirung markirt. Wenn man die Innenseite der Darmwand betrachtet, so sieht man, dass die Mucosa wie ein Sieb durchlöchert ist; jedes Loch führt in eine kleine Grube. Am Durchschnitt überzeugt man sich, dass in dieser Grube die Follikelkuppel liegt. Aus der Fig. 5 (Taf. XXXIV) sind die Verhältnisse ohne Weiteres begreiflich.

Im grossen Follikelhaufen, der am Anfang des Blinddarms nahe der Einmündung des Dünn- und Dickdarmes liegt, ist eine andere Form sehr gewöhnlich. Die Follikel sind nicht mit verwachsenen Zotten bedeckt und ragen frei ins Darmlumen hinein. Die Oberfläche der Mucosa sieht hier nicht wie ein Sieb, sondern wie gekörnelt aus.

Eine dritte Form findet man an der Grenze des follikellosen Theiles: Hier sind die Follikel nicht so hoch und von lockerer Zusammensetzung.

Wir sehen schon bei schwacher Vergrösserung, dass ausser dem Peritoneum alle Theile der Darmwand durch Follikel verdrängt sind: die Muscularis ist schwach entwickelt, die Zotten und Lieberkühn'schen Crypten sind unentwickelt, die Muscularis mucosa fehlt fast vollständig, das Epithel ist an manchen Stellen deformirt.

Bei starker Vergrösserung überzeugen wir uns, dass an manchen Stellen der Kuppel (Fig. 4K und Fig. 5) die Grenze zwischen Epithel und adenoidem Gewebe zerstört ist. Dasselbe bemerkt man auch da, wo zwischen zwei Follikeln zwei Crypten im Durchschnitt getroffen sind: an der Stelle, wo die Crypten sich berühren, ist die Epithelgrenze noch scharf; dort, wo sie zu den Lymphknötchen gewendet ist, sehen wir gewöhnlich ein Gewebegemisch, in dem Epithelzellen und Elemente des adenoiden Gewebes unregelmässig zwischen einander liegen.

3. Hiermit kommen wir zu der wichtigsten Streitfrage über die Entwicklung des adenoiden Gewebes.

Einige Forscher wie Stöhr (3) und Gulland (7) sind der Ansicht, dass junges Bindegewebe durch Einwanderung der Leukocyten aus den Blutgefässen infiltrirt wird und so zum adenoiden Gewebe umgewandelt wird, das Epithel aber nur später durch einwandernde Leukocyten aufgelockert wird. Nach Anderen, wie v. Dawidow (9) und Retterer (4—6) wird die bildende Rolle dem Epithel zugeschrieben; namentlich meint v. Dawidow, dass die Fussplatte der Epithelzellen aus einem dichten Geflecht von Protoplasma-Ausläufern besteht und so den Eindruck einer Basalmembran, resp. einer scharfen Grenze, macht. An anderen Stellen sind die Epithelausläufer nicht so dicht verflochten und dort sieht man, dass sie in das Reticulumnetz der Zotte direct übergehen. In den Endtheilen der Epithelzellen, welche mit dem adenoiden Gewebe im Zusammenhang stehen, trifft man Kerne, die den Leukocytenkernen ganz ähnlich sind; v. Dawidow behauptet, dass die Leukocyten hier im Epithelprotoplasma endogen sich entwickeln.

Die letzte Behauptung wurde durch Stöhr (1) widerlegt, indem dieser mit Goldchlorid den Protoplasmaleib der Leukocyten dunkelviolett färbte und so vom blassen Epithelprotoplasma leicht unterscheidbar machte; es erwies sich, dass die fraglichen Bildungen keine endogen sich bildenden Kerne sind, sondern in's Epithel eingewanderte Leukocyten.

Retterer (4) hat die Entwicklung der Mandeln bei verschiedenen Thierarten untersucht und seine Beobachtungen auch am Blinddarm von Kaninchen und Meerschweinchen zu bekräftigen sich bemüht (5). Er überzeugte sich, dass hier wie dort der Anfang der Entwicklung in dem Einwachsen der Epithelschläuche in die Tunica propria besteht; am Ende und an den Wänden des Schlauches entstehen die Knospen, deren Zellen sich vermehren und aus dem Gebiete der Knospe ins umgebende Gallertgewebe übergehen. Durch weitere Vermehrung dieser Epithelzellen entsteht der zellige Inhalt des adenoiden Gewebes (Lymphocyten also). Durch Hineinwachsen der Gefässe entsteht ein aus Gefässen und Epithelzellen zusammengesetztes Gewebe,

das Retterer mit dem Namen „angiotheliales Gewebe“[1]) bezeichnet hat.

Von den neuesten Forschern haben sich Gulland (7) und Rüdinger (8) den Anschauungen Stöhr's angeschlossen; Gulland untersuchte die Entwicklung des adenoiden Gewebes in den Mandeln und der Thymus und fand, dass die Epithelknospen nur eine passive Rolle spielen: ihre Anwesenheit reizt das junge Bildungsgewebe und nöthigt es so zur Vermehrung. Nachdem die Leukocyten eingewandert sind, wachsen die jungen Bindegewebszellen hinein. In den auf solche Weise aufgelockerten Knospen verschwinden die Epithelzellen allmählich, oder es wird die Knospe als Ganzes zu „Perlen“ („Hornkugeln“) umgewandelt.

Rüdinger hat gefunden, dass im Processus vermiformis des Menschen die Crypten in der Nähe des Follikels durch Leukocyten aufgelockert werden; ihr Epithel verliert die Färbungsfähigkeit und wird durch adenoides Gewebe ersetzt.

Das genügt, um den jetzigen Stand der Frage zu zeigen. Eine vollständige historische Uebersicht zu machen halte ich für überflüssig, da eine solche von Stöhr unlängst gemacht worden ist[2]).

Wir sehen also, dass die Hauptfrage in der Entwicklung des Follikels jetzt folgende ist: Woher stammt das adenoide Gewebe?

Diese allgemeine Frage zerfällt in einige einzelne:

1. Spielt das Epithel eine active Rolle bei der Bildung des adenoiden Gewebes und welche namentlich?

2. Wenn es keine active Rolle spielt, welches ist das Schicksal der Epithelzellen, welche im adenoiden Gewebe eingebettet sind?

3. Woher stammen die einzelnen Elemente des adenoiden Gewebes?

Die Antwort wollen wir versuchen in den folgenden Untersuchungen zu geben.

4. Entwicklung des Follikels.

Zuerst wollen wir ein Stadium suchen, in welchem die Follikel möglichst jung, doch aber unverkennbar sind. Solche finden wir bei 5tägigen Kaninchen. Wir sehen (Taf. XXXIV, Fig. 3),

1) Verkürztes „angio-epithelial“.

2) In Merkel und Bonnets, Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Bd. I.

dass in das Lumen des Darmes ausser den Zotten auch Follikelkuppeln hervorragen. Sie unterscheiden sich von den Zotten durch ihre ziemlich gleiche Grösse, regelmässige Form und durch die Anwesenheit des lockeren abgerundeten Follikelkörpers. An den Präparaten, die mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt sind, unterscheidet sich der Follikelkörper durch die Unfähigkeit sich mit Eosin zu färben, indem jener Theil des Mesenchyms, welcher zwischen den Zotten liegt und die Follikelkörper von einander trennt, durch seine blassrothe Farbe leicht bemerkbar ist. Die Epithelgrenze ist deutlich markirt; Stellen, wo die Epithelschicht vollständig aufgelockert ist, treffen wir nicht. Der Boden des Follikels liegt an der Muscularis. An den Seiten einiger Follikel sind Epithelknospen (Kr. K) bemerkbar, — das ist der Anfang der Lieberkühn'schen Crypten[1]). Am Blinddarm eines Kaninchens am ersten Tage nach der Geburt waren die Verhältnisse schon annähernd dieselben. Die Kuppel ebenso wie der Körper ist schon unterscheidbar. Bei einem Kaninchen, sogleich nach der Geburt, fand ich das erste Stadium der Follikelentwicklung: zwischen einigen Zotten ist das Epithel abgeflacht (Fig. 1) oder sogar ein wenig gewölbt, und unter ihnen liegt eine mehr oder weniger klar ausgesprochene Verdichtung des Mesenchyms. Die Epithelgrenze ist hier scharf, die Cryptenanfänge fehlen vollständig. An einigen Stellen desselben Präparates kann man aber solche Anfänge finden: die Epithelinvagination reicht bis zur Muscularis; doch trifft man solche Stellen selten. Immer habe ich solche tief gehenden Crypten im blinden Ende (unweit von der Stelle, wo die Darmaxe dieses Ende trifft) gefunden. An derselben Serie sehen wir auch ein weiter entwickeltes Stadium: das Mesenchym ist schon zu einem hohen Hügel ausgewachsen, die Epitheloberfläche aber bleibt noch flach (Fig. 2).

Fig. 8 (Taf. XXXV) stellt ein noch weiter vorgerücktes Stadium dar: hier ist auch das Epithel hervorgewölbt.

Da die Zotten sich nicht alle zu gleicher Zeit entwickeln, können wir an demselben Präparate Anfänge der Zotten und der Follikel sehen: beim 28tägigen Embryo finden wir zwischen den Zotten kleine Epithelverdickungen nach Innen (d. h. in das

1) Da der Drüsencharakter dieser Bildungen nicht bewiesen ist, will ich sie im Folgenden „Crypten" nennen.

Darmlumen) hervorragend; die äussere concave Seite dieser Epithelknospe enthält keine Mesenchymverdichtung. Das ist die junge Zotte. Das Mesenchym enthält zu dieser Zeit kleine ziemlich regelmässig zerstreute Verdichtungen, welche entweder dicht dem Epithel anliegen, oder der Muscularis näher liegen — das sind Follikelknospen. Wir sehen also, dass bei der Zottenentwicklung die thätige Rolle dem Epithel gehört: es wächst und zieht gleich einer Pumpe Mesenchym in seine Höhle hinein. Ganz anders steht es bei der Follikelentwicklung; hier ist das Mesenchym thätig: seine Knospe wächst, drängt das Epithel vor sich her und dehnt es gleich einem Handschuhfinger aus.

Wir sehen, dass die Anwesenheit der Epithelschläuche — „bourgeons epithelials“ — für die Entwicklung des Adenoidgewebes gar nicht nothwendig ist, sowohl im Sinne Retterer's — um die Hauptmasse des Follikels zu bilden — als im Sinne Gulland's — um durch Reizung die Vermehrung und Infiltration „mechanisch“ hervorzurufen.

Es entsteht jetzt die Frage, wie konnte Retterer zu seiner Ueberzeugung kommen?

Ich werde zwar noch später über das Schicksal der Krypten reden, doch will ich schon hier bemerken, dass wenn der Schnitt eben den Rand einer Krypte tangential trifft, geschieht es immer, dass einige (oder nur eine) Epithelzelle in dem Mesenchym eingebettet zu sein scheint und keine scharfe Grenze bemerkbar ist, weil die äusserst dünne Membrana basilaris nur auf recht senkrechten Schnitten als scharfe Grenze zu sehen ist. Die Serien sind nöthig, um die Täuschung zu enthüllen.

Es gibt noch eine Ursache, die sehr leicht den Beobachter in Irrthum führt. Der Follikel umschlingt in seinem Wachsen alles, was er auf dem Wege trifft: Krypten, Bündel der Muscularis mucosae u. s. w. Beim Meerschweinchen bilden die Krypten breite Schläuche mit vielen Nebenzweigen (Fig. 7 EGC, Kr). Wenn eine solche Krypte im Follikel eingebettet liegt und das Epithel durch Leukocyteninvasion aufgelockert ist, so macht die Krypte auch bei der Färbung den Eindruck eines Keimcentrums (Taf. XXXIV, Fig. 7 Kr. und Taf. XXXVI, Fig. 31). Bei der Biondi'schen Färbung z. B. bilden aufgelockerte Krypten ebenso wie Keimcentren helle rosagefärbte Flecke in der grünen Masse des Follikels. Grosse Zellen des Keimcentrums ähneln bei oberflächlicher Be-

obachtung den Epithelzellen; sie liegen zuweilen dicht nebeneinander und die Grenzen zwischen ihnen sind roth gefärbt, wie beim Epithel. Immer aber findet man in der Crypte das Lumen entweder leer oder mit Schleim gefüllt und an der Grenze zwischen Epithel und Mesenchym unzweideutige Merkmale des Unterganges. Doch darüber später.

Wenn wir jetzt das Resultat dieser Abtheilung kurz zusammenfassen wollen, so können wir sagen: die Darmfollikel entwickeln sich aus einer Verdichtung des Mesenchyms (Mesenchymknospe), — das Epithel bleibt dabei ganz passiv.

II. Zusammensetzung des Darmlymphknötchens.

Wenn wir den Durchschnitt eines peripherischen Lymphknötchens bei starker Vergrösserung untersuchen, so finden wir folgende Elemente.

1. Reticulum, welches beim Kaninchen sehr zart ist und nur in den äussersten Schichten bandförmige Ausbreitungen enthält; in der Mitte sind die Maschen unregelmässig-polygonal, an der Peripherie länglich und concentrisch angeordnet.

2. Eine Menge von Zellen mit einem runden, „plumpen", stark sich färbenden Kern und spärlichem Protoplasma — sogenannte Lymphocyten (Fig. 28 l, Fig. 14 a).

3. Eine grosse Quantität von Zellen, welche ebenso gross, wie die Lymphocyten sind, deren Kern sich aber durch starke homogene Färbung unterscheidet (hyaline Zellen) (Taf. XXXV, Fig. 17 und 18 Er_1).

4. Zellen von derselben Grösse, deren Kern ebenso stark gefärbt ist, wie bei der vorher beschriebenen Form, aber nicht homogen: man unterscheidet in ihm ein Chromatinnetz mit breiten Balken und engen Maschen (Taf. XXXV, Fig. 17 u. 18 Er_2).

Diese beiden Formen (3 u. 4) unterscheiden sich leicht auch ohne Färbung, wenn man Follikelsaft frisch in der feuchten Kammer untersucht; der Kern ist auffallend dank seiner grauen Farbe und starken Lichtbrechung. Diese beiden Formen sind eben dieselben, welche Löwit[1]) als „Erythroblasten" für Vorstufen

1) Löwit, Ueber die Bildung rother und weisser Blutkörperchen. Sitzungsberichte der Wiener Academie, III. Abth., Bd. 92, 1885 (auch: Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891).

der Erythrocyten (rothen Blutkörperchen) hält. Andere Forscher halten sie für Lymphocyten mit anderer Chromatinanordnung, welche eine Modification der Karyokinese darstellt (indirecte Fragmentirung von Arnold), eine dritte Gruppe der Forscher (Denys, Demarbais) betrachtet sie als postmortale oder pathologische Deformation des Kerninhalts.

5. Grosse Zellen — ich werde sie Keimzellen nennen — mit abgerundetem oder ovalem Kern und mächtigem Protoplasma. Der Kern enthält ein grosses Kernkörperchen und ein sehr zartes, fast unsichtbares Netz, — ist also dem Kern der Löwit'schen Leukoblasten sehr ähnlich. Das Protoplasma ist sehr fein granulirt (Fig. 15, 17, 18, 22 und 31 Kz). Diese Zellen bilden die Hauptmasse der von Flemming[1]) so genannten „Keimcentren". Im Darmlymphknötchen von Kaninchen sind sie am Boden des Knötchens hauptsächlich angesammelt und so stellt die Basis folliculi ein Keimcentrum dar, das von dem übrigen adenoiden Gewebe nicht scharf abgegrenzt ist (Fig. 5 Kc). Beim Meerschweinchen liegen die Keimcentren zerstreut, bisweilen auch ganz nahe dem Epithel, und sind viel schärfer vom übrigen adenoiden Gewebe abgegrenzt (Fig. 7 Kc).

6. Tingible Körper von Flemming[1]) sind auch besonders zahlreich im Gebiete der Keimcentren. Das sind kleine (1—4 μ) abgerundete oder ovale Körperchen, die vollständig oder stellenweise sehr stark mit Gentiana, Methylgrün, Safranin und Hämatoxylin sich färben. Obwohl Flemming meint, dass sie immer im Protoplasma der fixen Zellen liegen, finde ich, dass ganz ähnliche Gebilde auch frei in grossen Haufen neben einander angesammelt liegen können. Es ist wahr, dass wir in Haufen am häufigsten stark und homogen tingirte runde Körperchen treffen, die gewöhnlich als Zerfallsproducte der Kerne gedeutet werden, doch treffen wir indessen auch typische „tingible" Körper- und Uebergangsformen; daher will ich alle diese Bildungen als tingible Körper bezeichnen (Taf. XXXV, Fig. 15 und 17 tg. K, Fig. 16 rechts).

7. Wenn wir noch Blutgefässe hinzufügen, welche beim

---

1) Flemming, Die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und verwandten Organen und ihr Einfluss auf deren Bau. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 24, 1885.

Kaninchen nicht zahlreich sind und in der Form sehr dünner Kapillaren hauptsächlich auftreten, so haben wir alle beständigen nie fehlenden Elemente des Follikels genannt.

In der Reihe der unbeständigen Elemente wollen wir zuerst

8. die Blutplättchen nennen. Man trifft sie selten (Taf. XXXV, Fig. 15 P, Fig. 22 und 23); doch oft sind Körnchen (Fig. 20) und Detritus zu finden, deren Färbung und Lichtbrechung den Plättchen gleich sind.

9. Leukocyten mit gelapptem Kern (polynucleäre neutrophile Ehrlich's[1]), Taf. XXXVI, Fig. 31 L).

10. Eosinophile Leukocyten[2]). Beide eben genannte Arten sind sehr zahlreich in der Umgebung des Follikels; im Follikel selbst sind sie spärlich und haben keinen beständigen Platz, so dass sie nur als Gäste betrachtet werden können.

11. Zerfallende Heidenhain'sche Leukocytenart[3]): eine oder mehrere Kerne färben sich stark und homogen mit Eosin. Dass diese Form wirklich eine untergehende ist, hat Hoyer (10) bewiesen, indem er Stückchen von Lymphdrüsenparenchym 1—3 Stunden bei 37° C. liegen liess und fast alle Leukocyten in der eben beschriebenen Degeneration fand.

12. Heidenhain'sche Phagocyten[3]) — verschieden grosse Zellen mit kleinem, gewöhnlich ovalem und ziemlich stark aber nicht homogen sich färbendem Kern und verschiedenen Einschlüssen im Protoplasma: hier treffen wir rothe und weisse Blutkörperchen in verschiedenen Degenerationsstadien, Pigmentkörnchen, Pigmentkugeln (siehe No. 13). Für diese Zellenart aber am meisten characteristisch ist ihr undurchsichtiges, grobgranulirtes Protoplasma, das im frisch untersuchten Follikelsaft schmutzig aussieht, an Schnitten sich auch schmutzig färbt. Eine ungeheure Menge dieser Phagocyten, wie von Heidenhain gezeigt worden ist, liegt beim Meerschweinchen dem Epithel der Zotten an; im Follikel liegen sie auch immer den Epithelschläuchen an.

---

1) Ehrlich, Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes, S. 126—127.

2) Ehrlich, l. c., S. 72.

3) R. Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 43, 1888 (Supplementheft).

Beim Kaninchen ist diese Form nur spärlich, am häufigsten im Körper des Follikels den Seitenwänden anliegend (Taf. XXXIV, Fig. 5 Ph. H; Taf. XXXVI, Fig. 29, 30, 32 Ph).

13. Pigmentkugeln, die verschieden stark — von hellbraun bis schwarz-braun — gefärbt sind. Ihre Grösse (Diameter) übertrifft gewöhnlich die Grösse des Lymphocyten zwei- oder dreimal; doch trifft man grössere und kleinere. Bald liegen sie im Protoplasma einer Zelle (Fig. 29 Ph), bald schwimmen sie frei im Saft (Fig. 29 Pkg).

14. Grosse, mit glänzenden Körperchen gefüllte Kugeln (Taf. XXXVI, Fig. 28). Sie stellen eine schmutzig sich färbende Masse mit sehr gemischtem Inhalt dar. Wir finden in ihnen: a) eine Menge kleiner, länglicher Körperchen mit starkem Perlmutterglanz, die im Protoplasma entweder zerstreut, oder dicht neben einander liegen; b) ausserdem sieht man blasse ovale Massen, aus Fragmenten bestehend, deren Grösse und Aussehen den eben beschriebenen glänzenden Körperchen ähnlich ist (Fig. 28 k); c) man findet auch stark sich färbende, Lymphocytenkernen ähnliche Kerne; d) ferner ist um diese Kugeln eine mehr oder weniger deutliche Hülle. An einigen Stellen ist der Zusammenhang dieser Hülle mit dem Reticulum deutlich.

Was die glänzenden Körperchen betrifft, so sind sie verschieden gross, länglich, flach und gewöhnlich mit einer dunkel-violetten Hülle versehen.

Ich will jetzt schon vorherbemerken, dass diese Kugeln den „Hassal'schen Körperchen", den „Hornkugeln" von Stöhr und den „Perlen" von Gulland homolog sind; hier aber nur eine temporäre Erscheinung bilden. Sie gehören zu den grössten Seltenheiten des Follikelinhalts.

15. Zuletzt müssen noch die im Follikel eingebetteten Epithelkugeln — Cryptenknospen — genannt werden (Taf. XXXIV, Fig. 6 Kz. K; Taf. XXXVI, Fig. 26, 27 u. 33). Später werden sie ausführlich beschrieben werden.

Damit habe ich die typischen Follikelelemente alle genannt[1]): den Znsammenhang in Entwicklung und Bedeutung einiger von ihnen zu zeigen wird die Aufgabe des nächsten Kapitels sein.

1) Nerven und glatte Muskelfasern lasse ich bei Seite.

III. Die Entwicklung einiger Elemente des Darmlymphknötchens.

1. Die Entwicklung des Reticulum.

Die älteren Forscher — Leydig (12), Kölliker (15), Frey[1]), His (13) — betrachteten das Reticulum als ein Netz sternförmiger Zellen, welche mit ihren Ausläufern anastomosiren. Diese Anschauung hat Bestätigung in einer Reihe von Arbeiten gefunden. So zeigten Sertoli (14), Peremeschko (16), Orth (17) und Chiewitz (21) an verschiedenen Embryonen, dass zunächst das Netz aus Zellen besteht, deren Ausläufer eine allmähliche Umbildung erfahren. Chiewitz hat an den Lymphdrüsen des menschlichen Embryo gesehen, dass: „zwischen den Fasern, diese gleichsam gegen die Maschenräume zu verbreitend, sich feine punctirte Häutchen mit blassen Kernen befanden und zwar konnte ich an mehreren Stellen deutlich wahrnehmen, wie die Häutchen nicht dem Fadennetz einfach auflagen, sondern sich mit ihnen in Continuität befanden, als wären die Fasern durch eine theilweise Umbildung der Zellen hervorgegangen" (l. c. S. 359).

Von den neuesten Forschern hat Laguesse (25) sich dieser Anschauung angeschlossen und Peremeschko's Beobachtungen vollständig bestätigt. Doch haben Ranvier (18) und Bizzozero (19) gezeigt, dass die Zellen dem Reticulum nur anliegen. Ranvier (18a) hat für alle Bindesubstanzen die Entwicklung der Fasern (wie Henle und viele andere) in der intercellularen Substanz angenommen.

Neueste Forscher haben für das Studium des Baues (Hoyer (10)) und der Entwicklung (Mall (23)) des Reticulums die Kühne'sche Trypsin-Verdauungs-Methode angewandt. Hoyer hat seine Präparate nach der Verdauung mit Hämatoxylin gefärbt, ausgetrocknet und trocken in der Luft untersucht. Selbstverständlich hat er keine Zellen- und Kernspuren im Reticulum gefunden — weil Protoplasma verdaut wurde und die Kerne wegschwammen. Mall (23a) sagt in seiner vorläufigen Mittheilung, dass, wenn man Schnitte aus der gefrorenen Lymphdrüse schüttelt, so dass

1) Frey, Untersuchungen über Lymphdrüsen etc., 1861.

Lymphocyten herausfallen, und dann mit Kali caust. bearbeitet, so werden die Bizzozero-Ranvier'schen Zellen blass und das Reticulum deutlich sichtbar. Man erkennt hieraus, dass das Reticulum nicht im Zusammenhang mit den Zellen steht. In seiner grossen Arbeit sagt Mall (23 b), dass er in der Milz eines Rindesembryo von 7 cm Länge kein Reticulum finden konnte; in älteren Embryonen gelang es ihm, das Reticulum darzustellen, welches zwar sehr fein, doch aber schon vollständig ausgebildet war, woraus er schliesst, dass es in keinem Zusammenhang mit den Zellen steht. — es muss also in der Intercellularsubstanz gebildet werden.

Ich kann jetzt zu meinen eigenen Untersuchungen übergehen. Ich habe auch Trypsinverdauung zur Darstellung des Reticulums angewandt; ich klebte aber zuerst meine Schnitte mittelst Agar-Agar an den Objectträger. Dieses Verfahren hat den Vortheil, dass man erstens sein Präparat jeden Augenblick unter das Mikroskop legen und so den allmählichen Gang der Verdauung beobachten kann, und zweitens, dass man nicht nach der Verdauung das klebrig gewordene Präparat aus der Flüssigkeit herauszufischen und auszubreiten braucht, was immer einen Verlust an Zeit und auch an Präparaten bedingt. Auf der oberen Platte eines Brütofens (bei circa 25° C.) wurden die Schnitte 24 Stunden der Verdauung überlassen; ausgewaschen wurden sie mit wässeriger Anilinblaulösung gefärbt, mit Alkohol entwässert und in Balsam eingeschlossen.

Obwohl dieses Verfahren zarter ist, als das, welches von Hoyer und Mall angewandt wurde, so ist es doch für das Studium des feineren Baues und namentlich der Beziehungen zu den Zellen gar nicht geeignet: man bekommt nur ein vollständig isolirtes Netz, welches, wie bekannt, sehr zart in der Mitte, stärker in der Aussenzone des Follikels ist. Hier sind die Balken als breite Bänder concentrisch angeordnet; in der Mitte zeigt das zarte Netz nur in den Knotenpunkten flache, 3-, 4-, bis 5-eckige Ausbreitungen. Wenn man eine schonendere Methode anwendet, sieht man in diesen Ausbreitungen blasse Flecke zu 3, 4 oder 5 gruppirt, welche nicht ganz scharf von der Umgebung und von einander abgegrenzt sind (Taf. XXXIV, Fig. 12). Manchmal bemerkt man in ihnen dunklere unregelmässig gehäufte Körnchen. In der Umgebung dieser Flecke bemerkt man häufig eine zarte undeutliche Netzzeichnung. An den Präparaten des

Reticulum, welche vorher mit Hämatoxylin nach Heidenhain[1]) gefärbt wurden, überzeugt man sich, dass die Flecke nur durch die allmähliche Verdichtung der Farbe um ihre Ränder herum bemerkbar sind: keine scharfe Grenzlinie ist sichtbar.

Ich will jetzt schon sagen, dass ich diese Flecke als Kernüberbleibsel betrachte.

Bei weiterem Studium des Reticulums eines jungen (2 Wochen bis 2 Monate alten) Kaninchens findet man Stellen, wo den Fasern blasse, lappige Kerne dicht anliegen (Fig. 9 R_2). Das sind keine Lymphocyten- oder Leukocyten-Kerne: sie sind ganz flach und ungefärbt. Das sind aber auch keine Endothel-Kerne: diese sind immer obwohl blass, doch regelmässig oval und scharf begrenzt.

Weiter finden wir Kerne von verschiedener, unregelmässiger Form, aber stark färbbar. Durch diese Eigenschaften sowohl wie durch ihre geringere Grösse unterscheiden sie sich von den Endothelkernen. Das ist eben die Art, welche unlängst von Ribbert[2]) beschrieben und als fixe Zellenform des Reticulums — fixen Bindegewebszellen homolog — gedeutet ist. Der Kürze und der Klarheit wegen werde ich diese Zellen die „Ribbert'schen" nennen.

Endlich trifft man im Zusammenhang mit dem Reticulum Zellen, die den Lymphocyten vollständig ähnlich aussehen, nur das Protoplasma ist bei ihnen in reichlicherer Menge vorhanden. Wenn Jemand sagt, dass es ein Lymphocyt ist, welcher nicht im organischen Zusammenhang mit dem Reticulum steht, sondern die Verrichtung der Phagocytose ausübt oder nur einen Reticulumfaden als Bewegungsstütze benutzt, so will ich vorläufig diese Behauptung nicht bestreiten. Auf der Fig. 9 (Taf. XXXV) sieht man diese 3 Formen neben einander.

1) Ich habe die His-Ranvier'sche Isolationsmethode mit Hämatoxylinfärbung nach Heidenhain vereinigt. Stückchen aus dem Blinddarm werden 5—6 Stunden in der Picrinsäure gehärtet, 1—2 Tage im Wasser ausgewaschen, 24 Stunden in $^1/_3\%$ wässeriger Hämatoxylinlösung und nachdem ebensolang in $^1/_2\%$ gelbem Kali chromicum gehalten. Wieder Auswaschen, Anfertigung der Flächenschnitte mittelst Gefriermikrotoms, Auspinselung, Einschluss in Kali aceticum (sol. conc.), oder, nach Entwässerung, Balsameinschluss.

2) Ribbert, Ueber Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen. Zieglers's Beitr. z. pathol. Anatomie u. allg. Pathologie. Bd. 6.

An fleissig ausgepinselten Präparaten bekommt man Stellen, wo mehrere grosse, protoplasmatische Zellen im Zusammenhang mit dem Reticulum stehen. Man sieht ganz deutlich, wie ihr Protoplasma in eine Ausbreitung des Reticulums übergeht (Fig. 10, 11, 13). Ihr Kern ist rund oder oval, dem Kern der Lymphocyten sehr ähnlich, nur grösser; er färbt sich stark. Das Protoplasma ist sehr oft vacuolisirt, besonders in den Theilen, welche in das Reticulum übergehen. Die Oberfläche trägt oft Kämme (Fig. 10, 13), dank dem Drucke der Nachbarzellen. Mit Hämatoxylin färbt sich das Protoplasma stark.

Das sind unzweifelhaft junge Mesenchymzellen. Wenn man zweifeln könnte, ob diese Zellen dem Reticulum nur anliegen und im directen Zusammenhang mit ihm stehen, so genügt es nur, die Ausbreitung a der Fig. 13 zu sehen, um sich zu überzeugen, dass sie nur die Modification des Protoplasmas einer solchen Zelle darstellt.

Wir sehen also, dass beim jungen Kaninchen mit dem Reticulum im organischen Zusammenhang vier Zellenarten stehen: 1. grosse protoplasmareiche Mesenchymzellen, 2. lymphocytenähnliche Zellen, die von den vorigen nur durch spärlicheres Protoplasma sich unterscheiden, 3. Ribbert'sche flache Zellen mit kleinem, unregelmässigem Kern und 4. deformirte Zellen mit einem blassen, lappigen, ungefärbten Kern.

Wenn wir noch einen Schritt weiter gehen, bekommen wir schon ein ausgebildetes Reticulum mit blassen Kernüberbleibseln in den Knotenausbreitungen, als letzte Spuren der nicht mehr existirenden Zellen.

Ich muss noch erwähnen, dass an den ausgepinselten Präparaten man oft Stellen bekommt (b Fig. 13), wo die Zellen augenscheinlich abgerissen sind; man sieht eine schartige Oberfläche, als Ausdruck des innigen Zusammenhanges mit dem Zellprotoplasma. An der Aussengrenze solcher Flecke sieht man, wie überstehende Franzen, Reste des Protoplasmas (Fig. 13 b oben). Sehr lehrreich ist das Studium der Präparate aus den Follikeln eines hungernden Thieres. Die Fig. 14 giebt uns die Abbildung einer Stelle aus dem Follikelhalse eines zweimonatlichen Kaninchens, das 5 Tage gehungert hat. Die Natur selbst hat hier eine Auspinselung gemacht: der Zelleninhalt ist überraschend vermindert; dichte Lymphocytenschaaren verdecken nicht mehr

das Reticulum, welches wieder den embryonalen Charakter angenommen hat und fast ausschliesslich aus Zellen und ihren blassen Protoplasma-Ausbreitungen besteht. Bei x sehen wir einen echten Lymphocyten mit dem Netze im Zusammenhang stehen.

Wenn wir jetzt zu den jüngsten Stadien uns wenden, so finden wir, dass die Follikelknospen eine Mesenchymverdichtung sind, welche hauptsächlich aus Zellen mit stark sich färbenden, länglichen, unregelmässigen Kernen besteht. Diese Form ist der Ribbert'schen ganz ähnlich. In der Mitte der Knospe hat das Reticulum sehr enge, runde und polygonale Maschen. Wo das Protoplasma aufhört und das Reticulum anfängt, ist es unmöglich zu unterscheiden. In der äusseren Schicht der Knospe habe ich aber Zellen gesehen, deren Protoplasma wie ein dunkler Schweif von der Umgebung sich abhebt (Taf. XXXV, Fig. $8\,R_1$); der Kern aber ist ganz blass, flach, länglich und nicht scharf begrenzt. Wenn wir uns erinnern, dass eben hier das Reticulum später aus breiten Bändern besteht, so wird uns klar, dass diese Zelle im Processe der Umwandlung in ein solches Band getroffen wird.

Vacuolisirte Zellen habe ich bei einem 2-wöchentlichen Kaninchenembryo im Darmmesenchym gesehen. In diesem Stadium existirt das Reticulum noch nicht (wenn man das Zellennetz für ein Reticulum nicht halten will). Darum halte ich diesen vacuolisirten Theil des Protoplasmas einer grossen Mesenchymzelle für die erste Anlage des Reticulums.

Der Gang der Entwicklung wird dann in der Weise verlaufen, dass ein Theil des Protoplasmas mit Ausläufern, die zu den Nachbarzellen gehen, chemisch umgewandelt wird; das dem Kern anliegende Protoplasma bleibt aber unverändert und so bildet die Zelle eine Knospe, welche das Weiterwachsen des Netzes und die Bildung neuer Balken ermöglicht. Später können solche Knospenzellen sich vollständig umwandeln, indem sie sich flach dem Reticulum anlegen und ein mehr oder weniger breites Band oder Knoten-Platte bilden. Der Kern wird zuerst lappig, blass und verschwindet endlich vollständig. Das Wachsthum des Reticulums wird erstens durch Ausdehnung der schon ausgebildeten Balken bedingt.

zweitens aber durch Neubildung neuer Schlingen und Balken, was dank der Anwesenheit der Retoblasten (oben beschriebenen Zellenknospen) möglich wird. Auch ihrer Thätigkeit muss die Neubildung neuer Lymphknoten nach der Exstirpation der alten (22) zugeschrieben werden.

Vergleichung. Wir sehen also, dass das adenoide Gewebe sich nach demselben Plan entwickelt, wie die anderen Stützsubstanzen.

Im faserigen Bindegewebe sehen wir zuerst nur ein Zellennetz, das dadurch entstanden ist, dass die Zellen bei der Vermehrung sich nicht vollständig von einander trennen, die Brücken, welche sie vereinigen, zeigen eine Längsstreifung. Dieses Stadium entspricht vollständig den Retoblasten, deren peripherer Theil schon vacuolisirt ist: echtes Protoplasma hier wie dort bleibt nur dicht um den Kern herum. Dieses Stadium der Fibroplasie kann als Fibroplasia incompleta bezeichnet werden, weil die Fibrillen sich in das Protoplasmanetz der Fibroblasten fortsetzen[1]. Das Wachsthum und die Vermehrung dieser letzteren bedingt die Möglichkeit eines weiteren Wachsthums des noch nicht vollständig ausgebildeten Bündels. Eine weitere Stufe besteht in vollständiger Umwandlung der Fibroblasten in Fibrillenbündel: das Protoplasma ist vollständig verbraucht, vom Kern bleibt nur ein kaum bemerkbarer, unregelmässiger Fleck übrig, der später vollständig verschwindet[2]. Wenn die Zellen in einer ununterbrochenen Kette aneinander gereiht sind, entsteht aus ihnen ein Faserbündel; wenn sie in einer Fläche zusammen liegen, bekommt man eine flache, faserige Lamelle; wenn sie ein Netz bilden, entsteht ein Fasernetz; doch immer bleiben einige Zellen des ursprünglichen Netzes, als sogenannte fixe Zellen übrig.

In der ersten Knorpelanlage sehen wir eine dichte Ansammlung der Mesenchymzellen. Die Zellengrenzen sind nicht sichtbar: die periphere Zone der Zellen ist nur dunkler, als die centrale. Strasser[3] hält diese Zone für Verdichtung des Protoplasmas

1) Flemming, Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internationale Beiträge zur wiss. Medicin, Bd. 1 (R. Virchow gewidmet), 1891.

2) Nach meinen im II. anatomischen Institute am Forellen-Dottersacke gemachten Beobachtungen.

3) Strasser, Die Entwicklung des Extremitätenknorpels bei Salamandern und Tritonen. Morpholog. Jahrbuch, 1879.

in Folge des Druckes; im Perichondrium aber, deren Zellen im directen Zusammenhang mit den „Vorknorpel"-Zellen stehen, sieht man, dass die dunkle periphere Zone eigentlich vacuolisirtes Protoplasma ist. Darum meine ich, dass auch im Vorknorpel diese Zone vacuolisirt, gelockert ist, und nur dadurch dunkler dem Auge scheint, dass der Lichtstrahl in mehreren kleinen Vacuolen vielfach gebrochen wird. In dem folgenden Stadium hat Strasser flache, lange, unregelmässige Zellen entdeckt, welche ebenso dunkel sind, wie die periphere Zone der anderen Zellen. Ihr Kern ist deformirt und kaum bemerkbar. In dem dritten Stadium sind diese Zellen hyalinisirt, ebenso wie auch die periphere Zone einiger Nachbarzellen. So entsteht ein zartes Netz der Grundsubstanz. Zu diesem Netze legen sich die Knorpelzellen eine nach der anderen an.

Das Protoplasma zerfällt in Fibrillen, der Kern zerfällt in einen Körnchenhaufen[1]). Eine Zeit lang bleiben diese Zellen als dunkle Sichel an der Grenze der Knorpelhöhle bemerkbar, dann werden sie vollständig hyalinisirt. Der Rest der Knorpelzellen bildet einen Vorrath, aus dem eine weitere Neubildung der Grundsubstanz vor sich gehen kann.

Derselbe Plan wird auch in der Knochenentwicklung durchgeführt. Zuerst entsteht in dem Bildungsgewebe (Mesenchym) ein Reticulum (sogenannter Wurzelstock), das als Stütze für die Osteoblasten dient. Diese legen sich dem Reticulum an, zerfallen in Fibrillenbündel[2]) und werden zum Knochen umgewandelt.

Bei der Entwicklung aller Stützsubstanzen wird also zuerst ein Netz gebildet, das den Fibroblasten als Stütze dient. Retoplasie ist also nur die erste Stufe der Fibroplasie. Ueberall bleibt ein Theil der Zellen, als Vorrath für die spätere Neubildung und Verdickung der Balken und Lamellen der Grundsubstanz.

Wenn eine Zellenreihe vollständig (auch mit Kernen) umgewandelt wird, so können wir den Process mit dem Namen Fibroplasia completa bezeichnen. In diesem Falle können die Zellen den Bündeln und Lamellen der Grundsubstanz nur

1) N. Czermack, Bau und Entwicklung des Knorpelgewebes. Dissert. St. Petersburg (russisch), 1890.

2) l. c., S. 48, Fig. 4b.

anliegen, mit ihnen aber nicht in organischem Zusammenhang stehen. So sind die Stützgewebe der erwachsenen Thiere gebaut und dadurch wird uns begreiflich, dass sehr oft die Forscher[1] den Zusammenhang zwischen dem Netz und den Zellen nicht finden können.

Es scheint, dass die Lymphocyten zu dem Reticulum in eben derselben Beziehung wie die Knochen-, Knorpel- und Binde-Gewebszellen zu ihrer Grundsubstanz in jungem noch wachsendem Gewebe stehen: sie füllen die Maschen und stehen theilweise im Zusammenhang mit dem Netze; beweisen kann ich das aber nicht, weil dieser Zusammenhang nur bei grossen, vacuolisirten Retoblasten unbestreitbar ist.

2. Zusammenhang unter den Keimzellen, tingiblen Körperchen und Blutplättchen.

Flemming[2] hat in den weisslichen, weichen Stellen der Lymphfollikel — in den von ihm sogenannten Keimcentren — zahlreiche Mitosen entdeckt und die Meinung ausgesprochen, dass die Zellenvermehrung zur Neubildung der Lymphocyten dienen muss. Diese Meinung schien wohl begründet zu sein, da in der Umgebung der Keimcentren unzählige Lymphocyten liegen, die Mitosen dagegen sind hier nur spärlich. Durch die Arbeit von Heilbronn[3] wurde die Behauptung von Flemming, dass die Keimcentren keine constante Bildungen sind, bewiesen; er hat an Serien constatirt, dass ihre Grösse in ein und demselben Organ äusserst verschieden ist. Den einzelnen Elementen, welche an der Bildung des Keimcentrums Theil nehmen, werden die verschiedensten Bedeutungen zugeschrieben. Bevor ich den Leser in den Wirrwarr der Meinungen einführe, will ich ihm einige von mir beobachtete Facta angeben, deren Kenntniss ihm als Leitfaden in dem Labyrinth der Deutungen dienen kann.

1) Keimcentrumzellen (oder kurz Keimzellen) sind für secundäre Lymphknötchen besonders characteristisch.

1) Ranvier (18), Bizzozero (19).

2) Flemming, l. c.

3) Heilbronn, Ein Beitrag zur Histologie der Milz. Dissert. Kiel, 1890.

Die Beschreibung dieser Zellen wurde schon im II. Theil (No. 5) gegeben. Ich will jetzt nur sagen, dass in einigen Keimcentren man fast ausschliesslich solche Zellen dicht aneinander gedrängt sieht. Da das Reticulum hier sehr zart ist, so ist es an den Schnitten kaum bemerkbar.

Andere Follikelelemente, wie Lymphocyten, Erythroblasten u. s. w. können in einigen Fällen fast vollständig fehlen. Der grösste Theil der Zellen eines Centrums steht gewöhnlich auf eben derselben Phase der Lebensthätigkeit: einige Centra bestehen ausschliesslich aus Zellen mit ruhendem Kern, andere Centra zeigen eine Fülle von Mitosen, an dritten sieht man anstatt der grössten Keimzellen runde Höhlen entweder ganz leer, oder mit stark gefärbten Körperchen und ungefärbtem Detritus gefüllt. Die Grösse, Form und Anordnung dieser Höhlen entspricht der der Keimzellen. Gewöhnlich aber sind die eben genannten Formen ziemlich regelmässig gemischt (Taf. XXXV, Fig. 15); nur bilden die grössten Zellen und die grossen Höhlen Reihen, welche netzartig mit einander verbunden sind (Fig. 15 und 16). Die Maschen sind mit kleinen Zellen ausgefüllt. Die netzartige Anordnung ist nur selten deutlich ausgesprochen; kürzere Reihen sind fast immer bemerkbar. Bei der Untersuchung des frischen Knötchensaftes in der feuchten Kammer kann man sich überzeugen, dass die Keimzellen frei und abgerundet sind, einige von ihnen aber zu Ketten vereinigt sind, so dass von drei Zellen die grösste an einem Ende, die kleinste an dem anderen liegt.

Ausser Mitosen kann man auch Kernfragmentirung oder vielmehr Knospung in unseren Zellen beobachten, wie Fig. 17 zeigt. In der Mitte der Zeichnung sehen wir drei nicht scharf abgegrenzte, mit einander verbundene Kerne; von jedem geht eine Fragmentkette nach der Seite: zwei nach oben, eine nach unten; links steht das ganze System im Zusammenhang mit einem grossen, vollständig fragmentirten Kern, der aber nicht Ketten, sondern einen Klumpen bildet. Jedes Kernfragment enthält eine Chromatinmasse, die der Wand anzuliegen scheint, welche das Fragment vom älteren Fragmente trennt.

Es scheint, dass der Process als eine directe Theilung des Kernkörperchens und der es umgebenden Chromatinhülle anfängt. Bei der Gentiana-Eosinfärbung ist das Kernkörperchen dunkelviolett gefärbt, nur an den grössten sieht man eine violette

Schicht, welche die Hülle bildet, das Innere erscheint aber deutlich roth. Das spricht für die Annahme, dass der stark gefärbte Fleck den Nucleolus mit der Chromatinhülle darstellt. In einem Fragmente des Kernes K_1 (Fig. 17) — im untersten — sieht man das Kernkörperchen im Momente der Theilung. Am grossen Kern Kz sieht man, dass die linke, kleinere Kernhälfte, zu welcher eins von zwei Kernkörperchen gehört, im Begriff steht, eine Ausstülpung zu bilden. Kern K_2 zeigt schon 3 Chromatinflecke und 3 Fragmente fast fertig abgegrenzt. Das ganze System K_1 K_2 scheint aus einem grossen Kern durch Knospung entstanden zu sein.

Welches Schicksal erfahren diese Kernfragmente?

2) Tingible Körperchen. Ich habe schon erwähnt, dass wir in einigen Centren Höhlen finden, deren Grösse der der Keimzellen gleich ist, deren Inhalt aber aus einem Haufen mit Gentiana oder Methylgrün stark sich färbender Körperchen besteht. Die Grösse der Körperchen ist verschieden. Wenn sie alle gleich sind, so ist ihr Durchmesser einem Viertel des Lymphocytenkerns gleich oder noch kleiner. Gewöhnlich aber sind sie nicht alle gleich: neben zwei grossen (wie Lymphocytenkerne) liegt ein Paar kleinerer, und noch zwei ganz kleine (Fig. 16, 20, Fig. 8 Kz); oder sie sind zu 8 paarweise in 4 verschiedenen Grössen angeordnet. Auch wenn die Körperchen in weit grösserer Zahl neben einander liegen, können wir sehr oft unter ihnen Paare von verschiedener Grösse finden. Doch giebt es auch Haufen, wo alle Körperchen fast gleich gross sind; in diesem Falle, wie gesagt, ist ihr Durchmesser $^1/_8$—$^1/_4$ des Lymphocyten-Durchmessers. Diese Anordnung in Paaren ist bei den Körperchen von verschiedener Grösse so gewöhnlich, dass, wenn sie fehlt, die Vermuthung nahe liegt, dass hier nur ein Zufall das Gesetz durchbrochen hat; so kann z. B. leicht das Messer von einem grossen Haufen einen Theil abschneiden[1]).

Von der Umgebung ist der Haufen manchmal scharf durch eine Hülle abgegrenzt (Fig. 20), andere Haufen liegen ganz frei zwischen den Zellen (Fig. 16). Im ersten Falle finden wir auch

1) Manchmal hat ein Körperchen noch nicht Zeit genug gehabt, um sich zu theilen und so in ein Paar sich umzuwandeln, wie z. B. in Fig. 17 tg. K. sichtbar ist.

einen Detritus von ungefärbten Körnchen, im letzten Falle sieht man die Körperchen entweder ganz frei oder — häufiger — in einer hyalinen, kaum unterscheidbaren Masse liegen, auch jetzt ist das Körperchen von einem ganz ungefärbten Hofe umrahmt (Fig. 22 und 23).

Was das Aussehen der Körperchen selbst betrifft, so sind sie gewöhnlich rundlich und stark homogen gefärbt; es giebt aber solche, die eine röthliche (eosine) Färbung zeigen; dunkelviolette Fleckchen sind zu zwei oder drei an der Peripherie angeordnet. Diese entsprechen vollständig den „tingibeln Körpern" von Flemming[1], nur sagt er, dass sie immer im Protoplasma der fixen Zellen liegen. An meinen ausgepinselten Präparaten habe ich kein tingibles Körperchen im Protoplasma der fixen Zellen gesehen; da aber die fixen Zellen des Netzes oft die Wand der mit tingiblen Körpern gefüllten Höhlen bilden und Fähigkeit zur Phagocytose besitzen, so ist es begreiflich, dass einige von ihnen im Protoplasma tingible Körper enthalten können. Auch ist es möglich, dass — da sie flach sind — sie dem flachen Zellenleibe anliegen und durch bei Fixirung geronnenes Plasma ihnen angeklebt sind.

Noch muss ich hinzufügen, dass kleine ($^1/_2$—$^3/_4$ Lymphocytenkerne) echte Tochterkerne mit unseren Bildungen in einem Haufen (auch paarweise!) liegen können (Fig. 16).

Es giebt Körperchen, die nicht gleichmässig gefärbt sind: eine violette Sichel geht allmählich in die röthliche (eosine) oder graue (bei starker Ausziehung der Farbe) Centralmasse über; dann finden wir bei einigen nur den schmalen, violetten Saum (Fig. 21) und endlich (obwohl verhältnissmässig selten) auch vollständig ungefärbte, etwa $^1/_4$ lymphocytenkerngrosse Körperchen.

Ungefärbte Körperchen sind rundlich en face (Fig. 15) und spindelförmig im Profil (Fig. 23), sie liegen frei (Fig. 15, 16, 21, 22), oder sind mit der hyalinen oder körnigen, sie umrahmenden Masse durch Fäden verbunden (Fig. 23). Wenn wir auf die Grösse und Form dieser Körperchen unser Augenmerk richten, so ist es unzweifelhaft, dass wir vor uns Bizzozero'sche Blutplättchen haben.

Ich muss noch erwähnen, dass die Anordnung und Gestalt

1) Flemming, l. c.

der Körperchen-Paare fast keinen Zweifel übrig lässt, dass die Paare durch den obwohl modificirten, doch deutlichen, mitotischen Process entstehen. Fig. 18 Pm zeigt uns vier Chromatinkörnchen, deren zwei durch eine schmale Brücke noch in Verbindung stehen. Fig. 19 und 18 Pm_1 zeigen uns Paare von Sicheln, wo gewiss keine Fäden bemerkbar sind, doch die Anordnung der Sichel derselben zweier Tochterkerne sehr ähnelt. Auch kleine Pünktchen werden getroffen, die den Centrosomen gleich aussehen (Fig. 8 Kz, Fig. 20); sie liegen in einem runden hellen Raum, der wieder mit einem grauen oder röthlichen Ringe umrahmt wird[1]).

Der ganze Process der Entstehung der tingiblen Körper lässt sich so reconstruiren, dass der Kern einer Keimzelle durch Knospung in 3—4 verschieden grosse Fragmente zerfällt. Die Fragmente theilen sich, und so entstehen 3 oder 4 Paare von tingiblen Körperchen; oder der Kern kann direct in Fragmente von gleicher Grösse zerfallen. Die Fragmente verlieren — nachdem sie durch mehrfache Theilung ihre definitive Grösse erreicht haben — ihr Chromatin: es wird zu zwei oder drei Fleckchen an der Peripherie des Körperchens angeordnet (Ruhezustand des tingiblen Körperchens), dann zerfliesst allmählich das Chromatin (Umbildungszustand des Körperchens). Endlich bleibt von ihm nur ein schmaler Saum übrig, der auch schwinden kann, so dass ein ungefärbtes Körperchen (Blutplättchen) entsteht.

So bilden die tingiblen Körper eine Zellengeneration, die durch Knospung des Kerns und durch endogene Umbildung des Protoplasmas aus den Keimzellen entstanden ist. Indem sie eine Zeit lang frei leben und sich vermehren, verwandeln sie sich in farblose, rund-spindelförmige Körperchen, die den Blutplättchen vollständig identisch sind.

---

1) In Fig. 18 sehen wir ein solches Körperchen im Momente der Theilung; doch ist es unmöglich zu entscheiden, zu welchem Kern dieses Centrosom gehört. Ich muss nebenbei bemerken, dass in Keimcentren sehr oft centrosomähnliche Bildungen getroffen werden, die so weit von den Kernen liegen, dass der Gedanke nahe liegt, dass diese Attractionssphäre ihren Kern, so zu sagen, verloren hat. Diese Erscheinung scheint derjenigen analog zu sein, welche Henneguy bei Segmentation des Forellenkeimes beschrieben hat; eine Sphäre kann auf drei nahe liegende Kerne wirken u. s. w.

3) Blutplättchenbildung wurde bis jetzt nur wenig untersucht. Es besteht sogar die Meinung, dass sie im normalen Blute gar nicht existiren und durch Erschütterung oder Temperaturwechsel aus dem Plasma ausfallen. Löwit[1]) untersucht das Blut im erwärmten Oel ohne Deckgläschen und sieht keine Plättchen, aber wenn der Oeltropfen bedeckt wird, erscheinen sie plötzlich.

Das negative Resultat dieser Beobachtung kann die Bedeutung des von Bizzozero[2]) gewonnenen Factums — dass Blutplättchen im fliessenden Blute des Fledermausflügels sichtbar sind — nicht hinfällig machen. Wenn das positive Resultat der Löwit'schen Beobachtung richtig ist — namentlich dass aus dem Plasma durch Erschütterung und Temperaturwechsel Körperchen, welche den Plättchen ähnlich sind, ausfallen, — so wäre das Factum an und für sich wichtig; dass es aber wirklich Blutplättchen sind, ist ganz und gar unmöglich[3]). Blutplättchen sind Bildungen von bestimmter Form und von bestimmter Entwicklung; sie können nicht einmal als Zellknospe, ein andermal als Plasma-Niederschlag gebildet sein, — und für mich bleibt kein Zweifel übrig, dass Blutplättchen aus den Keimzellen durch Knospung oder Fragmentirung des Kernes und endogenen Zerfall des Protoplasmas entstehen. Die tingiblen Körper bilden die junge, vermehrungsfähige Uebergangsform: zwischen ihnen und kernlosen fertigen Blutplättchen ist die Beziehung dieselbe, wie zwischen kernhaltigen (jungen) und kernlosen (fertigen) rothen Blutkörperchen.

1) Löwit, Ueber die Präexistenz der Blutplättchen und die Zahl der weissen Blutkörperchen im normalen Blute des Menschen. Virchow's Archiv, Bd. 117, 1889.

2) Bizzozero, Sur les plaquettes du sang des Mammiferes. Archives Italiennes de Biologie. T. 16, 1891.

3) Bizzozero (Internat. Beiträge zur wiss. Medicin, Bd. I, 1891, S. 167—469) hält die Löwit'sche Beobachtung für fehlerhaft; wenn man ohne Deckgläschen im Oeltropfen das Blut untersucht, so kann man — wie Löwit selbst sagt — nur am Rande des Tropfens, wo die Oelschicht dünn ist, Blutkörperchen sehen. Hier fehlen die Plättchen vollständig, weil sie klebrig sind und im dicken Theil des Tropfens bleiben. Wenn man das Deckgläschen auflegt, wird der ganze Tropfen dünn und Blutplättchen erscheinen in grosser Zahl.

Wenn die Entstehung kleiner tingibler Körper und ihre Umwandlung zu den Plättchen ganz klar ist, so bleibt das Schicksal der grossen Kernfragmente für mich noch zweifelhaft. Es scheint, dass sie sich durch Theilung vermehren können; sie liegen paarweise, die Zwillinge zeigen immer eine und dieselbe Phase der Lebensthätigkeit (Fig. 16 links, Fig. 20), man bemerkt neben ihnen nicht selten ein Centrosom (Fig. 20); ich habe auf einem Präparate eine Figur gefunden (Fig. 15 x), die höchst wahrscheinlich als Amphiaster eines grossen Plättchens gedeutet werden muss. Dann sehen wir grosse Scheiben mit peripherem Chromatinsaum; endlich finden wir, obwohl selten, im Haufen von tingiblen Körpern auch vollständig chromatinfreie grosse Scheiben (Fig. 15 links von x). Ihr Durchmesser ist dem eines rothen Blutkörperchens gleich. Leider habe ich eine solche Scheibe nie im Profil getroffen. Soweit man aber nach dem Flächenbilde sich ein Urtheil erlauben kann, ist die Form mehr der eines Blutplättchens, als eines rothen Blutkörperchens ähnlich; beim Heben und Senken des Tubus sieht man keine Ringe und die Ränder sind nur ein bischen blasser, als die Mitte. Auch habe ich spindelförmige Plättchen gefunden (Fig. 23), die obwohl nicht so gross wie ein rothes Blutkörperchen, doch aber viel grösser, als gewöhnliche Blutplättchen sind.

Es scheint mir darum möglich annehmen zu können, dass nicht alle grossen Kernfragmente durch Vermehrung eine für die Blutplättchen gewöhnliche Grösse erreichen: einige können sehr früh eine Umwandlung in ein Riesenplättchen erleiden. Doch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass es echte Blutkörperchen — fertige und junge — sind, welche nur zufällig in den Haufen geriethen; wenn die Hülle einer sich umbildenden Keimzelle vollständig verschwunden ist, so kann der flüssig gewordene Theil des Protoplasmas durch die Intercellularlücken abfliessen, und darum muss hier der Druck sich bedeutend vermindern und so können die Nachbarzellen in die Höhle gerathen. So z. B. sehen wir in der Fig. 16 zwei Tochterkerne, welche so gross wie Lymphocytenkerne und nicht homogen gefärbt sind, so dass man sie für zufällige Beimischung halten kann.

Es bleibt nur noch zu erwähnen, dass einige tingible Körper (und in schwacher Weise auch fertige Plättchen) eine deutliche

Eosinfärbung zeigen, so z. B. ist in der Fig. 23 ein protoplasmatischer Saum deutlich roth markirt. Ich muss sagen, dass bei der von mir angewandten Methode auch rothe Blutkörperchen verschieden stark gefärbt sind, indem einige tief rosaroth, andere farblos geblieben sind. Ich will keine Hypothesen über die Bedeutung dieser Erscheinung machen: ich will nur die Aufmerksamkeit auf diese Analogie zwischen Plättchen und rothen Blutkörperchen lenken.

Damit habe ich die Darstellung eigener Beobachtungen beendigt und will jetzt meine Ergebnisse mit den Facten und Theorien anderer Forscher in Zusammenhang bringen.

4) Literaturübersicht. a) Was die Keimzellen betrifft, so sind die Anschauungen verschiedener Forscher äusserst verschieden. Einer der neuesten, Gulland (41), spricht augenscheinlich von ihnen, indem er sagt, dass Leukocyten 4—5 mal sich vergrössern, wenn sie zur Theilung sich vorbereiten: ausser Keimzellen und Retoblasten existiren keine so grossen Zellen in den Lymphdrüsen. Howell (40) sagt von den grossen Zellen des Knochenmarks, welche einen runden Kern besitzen — den „Megakaryocyten“ [1]) — dass sie ausgewachsene Lymphocyten sind und durch Zerfliessen Plasmabestandtheile bilden. Im umgekehrten Sinne hat Arnold (35) die Beziehung dieser zwei Zellenarten zu einander aufzuklären versucht: nach ihm vermehren sich grosse Markzellen durch Fragmentation des Kerns und endogene Zerstückelung oder Abschnürung des Protoplasmas. Die grossen Markzellen sind also Mutterzellen der Leukocyten. Flemming (45d) scheint diese Ansicht zu theilen, da er zahlreiche Mitosen der Keimcentren als Process der Lymphocytenbildung deutet: der Unterschied zwischen den Anschauungen beider Forscher besteht darin, dass nach Arnold der Uebergang durch directe, nach Flemming aber durch indirecte Theilung geschieht.

Foà (42) findet in der Milz des Meerschweinchens nach

1) Howell theilt die Riesenzellen des Knochenmarks in zwei vollständig verschiedene Arten: 1. Megakaryocyten mit einem grossen Kern und 2. Polykaryocyten mit mehreren Kernen. Erstere sind mit den „Markzellen“ und meinen „Keimzellen“ wahrscheinlich identisch; die zweiten sind nichts anderes als bekannte „Ostoklasten“.

mässigen Blutentziehungen Riesenzellen mit keimendem Kern. In den Subcorticalschichten findet er Haufen von stark mit Safranin gefärbten Körperchen; einige Male sind sie um einen blass contourirten, schwach mit Haematoxylin gefärbten Kern gesammelt. Solche Zellen beschreibt Foà auch im Knochenmark und nennt sie Karyoblasten: ihre Aufgabe ist Kerne (durch Knospung) auszubilden, aus denen junge kernhaltige rothe Blutkörperchen entstehen (durch Zunahme des Protoplasmas und Haemoglobin-Entwicklung).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass meine knospenden Keimzellen und Karyoblasten von Foà, wenn nicht identisch, so nahe verwandt sind, obwohl er sagt, dass er sie beim Kaninchen nie gesehen hat. Der Unterschied unserer Anschauungen besteht darin, dass wir über das weitere Schicksal der Knospen ganz andere Meinungen haben: für mich ist die kleinste ungefärbte Form die definitive (ein Plättchen), die grössere nur Uebergangs-Form. Foà betrachtet in umgekehrter Reihe die kleinsten als erstes Stadium, die grösseren — als ein weiter entwickeltes. Die Theilungsformen (Paarlinge), den allmählichen Schwund des Chromatins und die Spindelform der kleinen Körperchen scheint er nicht beobachtet zu haben. Keineswegs will ich damit die Richtigkeit seiner Meinung — dass die jungen (kernhaltigen) Erythrocyten durch Knospung aus grösseren Zellen entstanden sind — widerlegen; er hat auch die Knospung der haemoglobinhaltigen Zellen gesehen: auch früher haben etwas ähnliches Kultschitzky[1]) und Edington[2]) beobachtet. Zweifelhaft bleibt für mich nur die Rolle seiner Karyoblasten (l. c. Taf. XV, Fig. 3) und „freien Kerne". Ich halte sie — ebenso wie die Flemming'schen tingiblen Körper — für eine junge, kernhaltige, lebensfähige Form der Blutplättchen. Wenn wirklich ähnliche Körperchen („freie" durch Knospung entstandene Kerne) — wie Foà beweist — zur Ausbildung der rothen Blutkörperchen dienen, so müssen wir darin einen neuen Beweis für die sehr nahe Ver-

1) Kultschitzky, Ueber die Entstehung der rothen Blutkörperchen bei den Wirbelthieren. Charkow (russisch), 1881.

2) Edington, Report on the morphology and development of the blood. Britisch medic. Journal, No. 1535.

Mit diesen zwei Arbeiten bin ich leider nur aus Referaten bekannt.

wandtschaft der Plättchen mit Erythrocyten sehen. Diese Verwandtschaft ist durch die vorzüglichen Arbeiten von Prof. Mondino und Dr. Sala (30, 31) sicher bewiesen. Bei Anwendung guter Methoden haben sie die Kerne der Blutplättchen und deren Mitose beobachtet. Die Mitosen sind sehr schlingenarm. Wenn ich die Autoren richtig verstanden habe, so existiren vor der Längsspaltung nur vier Schlingen. Nach der Längsspaltung müssen also acht Schlingen da sein.

Etwas ähnliches sehen wir in meiner Fig. 18Pm: von 4 Körnern sind 2 noch durch eine schmale Brücke verbunden. Der Process der Bildung kernloser Erythrocyten geht nach Mondino so vor sich, dass Chromatinkörnchen sich an der Peripherie sammeln und hier allmählich verschwinden — den Blutplättchen analog!

Auch die vergleichende Morphologie des Blutes weist, nach Mondino und Sala, auf die Verwandtschaft beider Bildungen hin: bei Säugethieren sind beide Arten rundlich, flach und kernlos; bei anderen Wirbelthieren sind beide länglich und kernhaltig. Weiter sehen wir, wenn wir meine Beobachtungen mit denen von Prof. Foà vergleichen, dass auch ihre Entstehungsweise in den blutbildenden Organen ganz analog ist.

Zu den Keimzellen zurückkehrend sehen wir, dass die Mehrzahl der Autoren Uebergangsformen zwischen ihnen und Lymphocyten findet (Arnold, Flemming, Gulland). Weiter finden Flemming, H. F. Müller[1]) und Andere Uebergangsformen zwischen Lymphocyten und Erythroblasten. Müssen wir daher annehmen, dass die Lymphocyten nur ein Stadium in der Entwicklung der Erythrocyten bilden? — Für einen Theil der Lymphocyten müssen wir diese Frage bejahen, nämlich für die, welche nichts weiteres, als kleine Keimzellen darstellen. In den Keimcentren finden wir auch kleine Keimzellen, welche zur Umwandlung in kleine Haufen von tingiblen Körpern (Fig. 17tg. K.) fähig sind. Die kleinen Keimzellen sind nur durch die Zartheit des Kerns und durch die grössere Protoplasmamenge von den echten Lymphocyten unterscheidbar. Bei den kleinsten und nicht in vollständiger Ruhe befindlichen verschwindet auch dieses Merkmal (Fig. 15y). Ich weise nochmals darauf hin, dass auch von

1) H. F. Müller, Zur Frage der Blutbildung. Sitzungsberichte d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Abth. III, Bd. 98, 1889, S. 219.

den grossen Retoblasten zu den Lymphocyten eine vollständige Reihe von Uebergangsformen zu finden ist.

Wie denn! ruft der Leser aus: es kann also eine und dieselbe Zellenart Allmächtigkeit besitzen und einmal zu Retoblasten werden, andermal zu Blutbildnern!

In diese Sackgasse sind wir Dank der „Uebergangsformen" gerathen und haben in unserem Missgeschicke einen glänzenden Beweis dafür gefunden, dass die bloss formbeschreibende Methode für die histologische Diagnose keinen Werth mehr hat. Mit dieser Methode können wir eine einzige Leukocytenart mit Cuenot[1]) oder deren 13 mit Usskoff[2]) mit gleichem Recht finden. Das ganze kopfzerbrechende Labyrinth der Meinungen (aus welchem hier nur ein unbedeutendes Gemach dargestellt ist), ist durch die formbeschreibende Methode entstanden.

Wer die Wahrheit sucht, muss auch die Genese, Lebensgeschichte und den Chemismus der fraglichen Bildungen studiren[3]).

Was die Lymphocyten betrifft, so kann uns nur die Annahme helfen, dass wir in ihrer Masse zwei vollständig verschiedene — obwohl dem Aussehen nach ganz ähnliche — Zellenarten finden: die eine Lymphocytenart — kleine Keimzellen — ist mit den grossen Keimzellen identisch und kann als Blutbildner bezeichnet werden; sie soll auch zwei verschiedene Formen in sich einschliessen, von denen die eine Erythroblasten, die andere — Blutplättchen erzeugt. Die andere Lymphocytenart — kleine frei gewordene Retoblasten — haben eine ganz andere Lebensgeschichte: Dank ihrer — obwohl schwachen — Fähigkeit der amöboiden Bewegung kann sie zu Phagocyten werden (Nikiforoff[4]) und andere), als „clasmatocytes" [Ranvier[5])] sich aus-

1) Cuenot, Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques. Archives de Zoologie experimentales, 1889.

2) Usskoff, Blut als Gewebe. Petersburg 1890 (russisch).

3) Das chemische („farbenanalytische") Princip ist in den letzten Jahren von Ehrlich in den Vordergrund geschoben worden und von Löwit benutzt, um die Verschiedenheit seiner Leukoblasten und Erythroblasten wider Flemming zu schützen (nach ihm wird die Chromatinstructur der Leukoblasten durch Platinchlorid verwischt, während dieselbe von Erythroblasten intact bleibt).

4) Nikiforoff, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Granulationsgewebes. Beiträge zur pathol. Anatomie und allg. Pathol. Bd. 8, 1890.

5) Ranvier, Les clasmatocytes. Journ. de Mikrogr., 1889, S. 103.

dehnen und sich als Futtermaterial ihrem Muttergewebe (Mesenchym) übergeben. Diese zweite Form kann zu epithelioiden Fibroblasten (Arnold) und wahrscheinlich auch zu polynucleolären Leukocyten [Einhorn[1])] sich umwandeln.

Der Ursprung der beiden Formen ist auch ganz verschieden. Die erste Form soll von dem Entoderm (sammt den Erythroblasten) entstammen, die zweite ist Mesoblast-(Coelom-) Derivat; davon aber später.

Die erste Form wird wohl vielleicht Howell, Gibson und Hlava bestätigen, welche meinen, dass aus Leukocyten Blutplättchen sich entwickeln, ebenso auch H. F. Müller, welcher meint, dass sie nur eine Stufe in der Erythroplasie bilden. H. F. Müller und mit ihm auch viele Andere können möglicherweise eine Bestätigung ihrer Ansicht in der zweiten Art finden, wenn sie meinen, dass die Leukocyten auch einen anderen histogenetischen Zweig entsenden, namentlich polynucleoläre Leukocyten.

Die Annahme von zwei Lymphocytenarten ist bloss eine Vermuthung; doch wird durch sie das vorhandene Thatsachenmaterial am besten ausgenutzt, die Meinungsverschiedenheiten am besten ausgeglichen.

b) Die Blutplättchen bilden sich nach den Autoren auf verschiedenste Weise.

Eine kernhaltige flach-spindelförmige Art derselben, welche wir bei Vögeln, Reptilien und Amphibien treffen, ist von Rindfleisch entdeckt[2]) und von Ranvier als abgefallene Endothelzellen der Gefässwand gedeutet. Diese Meinung wurde nicht mehr haltbar, seitdem Bizzozero[3]) kernlose Plättchen der Säugethiere entdeckt hat. Er selbst hat nur negative Schlüsse über ihre Entstehung gemacht: sie können weder von Leukocyten entstehen, noch mit Hayem'schen Hämatoblasten identificirt werden.

Hayem ist der Erste, der positive Beobachtungen über die Plättchenentwicklung gemacht hat. Er hat sie selbstständig im

1) Einhorn, Ueber das Verhalten der Lymphocyten zu den weissen Blutkörperchen. Dissert. Berlin, 1884.

2) v. Recklinghausen, Ueber die Erzeugung von rothen Blutkörperchen. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. II, 1866.

3) Bizzozero, Di un nuovo elemento morphologico del sangue etc. Milan, Vallardi 1883 (auch in Virchow's Archiv, Bd. 90).

Blute der Vögel und Amphibien entdeckt (26). Er hat ihre Entwicklung in den Lymphknötchen und in der Milz untersucht. Seine Meinungen formulirt er in folgenden Sätzen.

1. „C'est dans la lymphe que naissent les hèmatoblastes; ils se forment dans le protoplasma des globules blancs et ceux-ci s'en debarrassent habituellement avant de pénétrer dans le sang, sauf dans certaines conditions pathologiques."

Im Lymphknötchensaft hat Hayem Lymphocyten 1—2—3 „corpuscules vitreux d'une refringence speciale et legèrement colorés" enthaltend gesehen. Wenn das Präparat im Serum erhalten wird, so machen die Lymphocyten amöboide Bewegungen und befreien sich von den Hämatoblasten, welche mit ihnen durch feine Fädchen verbunden bleiben. Hayem selbst hat Hämatoblasten im Blute als ungefärbt beschrieben; jetzt sind sie gefärbt und also vielmehr entweder verschlungene, rothe Blutkörperchen, oder vielleicht junge Formen derselben, welche endogen — wie Foà beschreibt — gebildet sind.

Hlava (27) findet, dass die Zahl der Plättchen bei der Wirkung der Salzlösungen grösser wird, als bei Fixirung mit Osmiumsäure. Bei länger dauernder Salzwirkung bilden sich Plättchen- und Detritus-Haufen, in welchen einige Leukocyten eingeschlossen liegen. Die Detritusmasse wächst, die Leukocytenzahl vermindert sich; daraus schliesst er, dass Detritus und Plättchen in den Lymphocyten ihren Ursprung nehmen. Weiter lenkt Hlava die Aufmerksamkeit auf die Aehnlichkeit der Plättchen mit Leukocytenkernen. Auch an den ausgetrockneten Präparaten des Froschblutes färben sie sich mit Gentiana und Methylenblau ebenso stark wie Leukocyten, auch zeigen sie dabei Formverschiedenheiten, welche, nach Hlava, ihre Fähigkeit für die amöboiden Bewegungen beweisen. Das alles beweist ihre Identität mit Leukocyten.

Die Aehnlichkeit der Blutplättchen mit Leukocyten ist mit allen diesen Argumenten noch nicht so sicher bewiesen, dass wir die Identität beider Bildungen annehmen müssten. Histogenese mittelst Zerfallserscheinungen studiren, heisst keine gute Methode wählen. Amöboide Bewegungen müssen auch am lebenden Object bewiesen werden: für so ein zartes Object ist die Austrocknung eine nicht genug schonende Methode. Aehnliches Verhalten zu

Methylenblau, Gentiana und Hämatoxylin wiegt schwerer, doch allein ist es nicht genug überzeugend.

Gibson (28) wurde frappirt durch die Aehnlichkeit der Kerne eines Leukocyten nach Zusatz von $^1/_2\,^0/_0$ acid. acet. mit den Blutplättchen, und er meint, dass sie frei gewordene Kerne der Leukocyten sind. Aber häufiger noch stammen die Plättchen von den Kernen der jungen rothen Blutkörperchen her, welche, nach Gibson, aus den Leukocyten entstehen. „Ich habe selbst nicht genug Beobachtungen über den Kern der jungen rothen Blutkörperchen gemacht, um sagen zu können, wo zerfallen diese Kerne in Mikrocyten[1]), doch sind Kölliker und Neumann zu dem Schluss gelangt, dass die Kerne der kernhaltigen rothen Blutkörperchen zerfallen..... Nachdem der Kern des rothen kernhaltigen Körperchens seine Aufgabe des Hämoglobinsammlers erfüllt hat — ich glaube, und werde später zeigen, dass seine Function eben darin besteht —, verschwindet der Kern aus der Zelle. Die Art und Weise, wie er verschwindet, ist strittig. Kölliker und Neumann glauben, dass er in Stückchen zerfällt, Rindfleisch beweist, dass er von einer kleinen Menge undifferencirten Protoplasmas umgeben als selbstständiges Körperchen heraustritt. Wenn ich diese Beobachtungen zusammenstelle und in Beziehung mit ungefärbten Mikrocyten[2]) bringe, so glaube ich, dass der Kern zuerst zerfällt (ähnlich wie nach der Wirkung von Essigsäure) und dass diese Kerntheile heraustreten, kernlose Zellen zurücklassend. Diese Kerntheile sind farblose Mikrocyten, welche Bizzozero im fliessenden Blute beobachtet hat....." (l. c. S. 110—111).

Ich finde, dass Howell zu milde ist, wenn er die Argumente von Gibson „Augenscheinlichkeiten" nennt. Ausser der sogenannten „Aehnlichkeit", welche nach der Wirkung von Essigsäure hervortrete und ausser der Zusammenstellung der Meinungen hat Gibson keine Beweise geliefert (was die Blutplättchenent-

1) Gibson nennt Blutplättchen „colourless Mikrocytes" im Gegensatz zu den „coloured Mikrocytes", welche nichts weiter, als Stückchen der rothen Blutkörperchen darstellen und nach der Vermuthung Gibson's haben sie Hayem zu der irrigen Annahme geführt, dass Erythrocyten aus den Plättchen (Hayem's „Hämatoblastes") entstehen.

2) Blutplättchen.

wicklung betrifft) und für seine Auseinandersetzung passt der Name der Hypothese weit mehr, als der der „Augenscheinlichkeit".

Howell (28) selbst sagt, dass Lymphocyten in den Lymphdrüsen entstehen und im Blute zu Leukocyten sich umwandeln. „Die sorgfältige Untersuchung der multinucleolären Zellen besonders während der Desintegration macht auf mich den schlagenden Eindruck, dass der fragmentirte Kern[1]) zu einer gewissen Zeit in den Kreislauf als Blutplättchen hineingeht, obwohl Blutplättchen auch früher oder später sich auflösen. . . . . Zu solcher Theorie führt zuerst die sprechende Aehnlichkeit zwischen guterhaltenen Plättchen und fragmentirten Kernen in Bezug auf Grösse, Form und Aussehen (appearance). Diese Aehnlichkeit wächst noch, wenn man die Plättchen im Blute eines Thieres untersucht, das mehreren Blutentziehungen unterworfen wurde. Unter diesen Bedingungen sind im Blute Plättchen zu beobachten, welche ein oder auch mehr Körperchen haben, welche dunkler als der Rest des Plättchens gefärbt sind und mit den Chromatinkörnern des fragmentirten Kernes grosse Aehnlichkeit darbieten, wie Fig. 6 zeigt."

Fig. 6 zeigt in Wirklichkeit einen gewissen Grad der Aehnlichkeit unter abgebildeten Plättchen und Kernfragmenten. Nur sind alle Fragmente gleich gross, die Plättchen aber verschieden gross. Die charakteristische Spindelform finden wir weder in freien Plättchen, noch in Kernfragmenten, so dass (wie ich fürchte) die sprechende Aehnlichkeit ausser Howell selbst Niemanden zufrieden stellen wird.

Für mich hat die Theorie von Hlava, Gibson und Howell nichts Unwahrscheinliches: kleine Keimzellen können vielleicht ins Blut gerathen und dort Plättchen auf dieselbe Weise wie im Keimcentrum erzeugen; doch für bewiesen halte ich es keineswegs. Noch wahrscheinlicher scheint mir, dass genannte Forscher nur durch äusserliche Aehnlichkeit mit Leukocytenkernen getäuscht sind. Manche Forscher (Ehrlich[2]), Gulland[3]) und Andere) halten die Kernfragmente ebenso bei Leukocyten, wie bei Markzellen für Untergangserscheinungen, und wer ihnen eine

1) des Leukocyten.

2) Ehrlich, l. c.

3) Gulland, The Nature and Varieties of Leukocytes. Laboratory Reports from the Royal College of Physicians. Edinbourgh, 1891.

bildende Funktion zuschreiben will, der muss es mit besseren Argumenten zu begründen suchen.

Mit Vergnügen gehe ich jetzt zu den Arbeiten über, die wegen der Genauigkeit guter Methoden und der geistvollen Verallgemeinerungen musterhaft genannt werden können. Ich habe die schon citirten Arbeiten von Mondino und Sala im Auge (30, 31). Das Blut, welches aus dem Gefässe fliesst, wird in einem Gemisch von Serum desselben Thieres mit einer kleinen Quantität von Osmiumsäure und Methylviolett aufgefangen; während der Beobachtung muss man unter das Deckgläschen ein wenig schwache Essigsäure zufliessen lassen. Kurze Zeit darauf werden die Kerne deutlich, nachdem verändern sie sich. Diese kurze Zeit benutzen die Autoren, um Mitosen zu studiren. Von den Resultaten habe ich schon gesprochen und ich wiederhole, dass sie insoweit mit den meinigen sich decken, dass die Mitosen der Plättchen im Blute wie in den Keimcentren schlingenarm sind.

Dass die Plättchen überhaupt nach der Blutentziehung rasch ersetzt werden, hat Bizzozero gezeigt[1]). Er nimmt einem Hunde eine Hälfte seines Blutes heraus und schlägt es: dabei kleben alle Plättchen am Stabe zusammen und auf ihnen wird auch Fibrin abgelagert. Diese von Plättchen befreite Blut-Hälfte wurde wieder in die Vena jugularis eingegossen, aus der Carotis wurde wieder eine Hälfte ausgelassen, geschlagen und wieder in die Jugularis eingegossen. Wenn die Operation 10 Mal wiederholt ist, so wird das Blut von den Plättchen frei. Nach 5—6 Tagen wird die Zahl der Plättchen wieder die ursprüngliche sein. Sie werden also viel schneller ersetzt, als die rothen Körperchen und das muss durch die Thätigkeit der Keimzellen geschehen, denn die Zahl der im Blute übrig gebliebenen Plättchen ist zu gering, um in solch kurzer Zeit Millionen von Plättchen durch Mitosen zu erzeugen.

Fig. 15 zeigt uns, wie lebhaft die Kernvermehrung der Keimzellen und Bildung der Plättchen vor sich gehen kann und machen uns die ausserordentliche Schnelligkeit des Ersatzes begreiflich.

Nicht bei allen Thieren ist das Darmknötchen-System so

1) Bizzozero: Ueber die Blutplättchen. Internationale Beiträge zur wiss. Medicin. Bd. I (R. Virchow gewidmet), 1891.

mächtig entwickelt, wie beim Kaninchen. Das nöthigt uns, anzunehmen, dass die Funktion der Keimcentren überall — also in den Lymphdrüsen und in der Milz — dieselbe bleibt und wahrscheinlich auch hauptsächlich zur Erzeugung der Plättchen bestimmt ist.

Das nöthigt uns wieder zu der Voraussetzung, dass eine Zahl der erythroblastischen Zellen, welche Foà (42) beschreibt, namentlich seine „Karyoblasten" nicht für die Bildung der rothen Blutkörperchen, sondern für die der Plättchen bestimmt ist. Auch eine gewisse Zahl der freien Kerne ist wahrscheinlich mit den tingiblen Körpern und mit den jungen Plättchen identisch.

3. Das Schicksal der Crypten. Die Bildung der Phagocytenhaufen und Pigmentkugeln. Homologon der Hornkugeln (Perlen).

Ich will jetzt von den Bildungen sprechen, welche im II. Kapitel unter 12—15 beschrieben sind. Ich vereinige sie in eine Gruppe, weil ich einen gewissen Zusammenhang unter ihnen gefunden habe.

a) Processe im Epithel. Wir haben uns überzeugt, dass die Follikel aus den Mesenchymknospen sich bilden. Neben einigen Follikeln (z. B. in der Spitze des blinden Endes des Kaninchen-Coecums) bilden die Krypten Schläuche mit Verzweigungen, die tief bis zur Muscularis sich einsenken, später aber treffen wir sie nicht mehr. In den Agmina Peyeri des Meerschweinchens sind die verzweigten Krypten nicht so spärlich vorhanden, wie beim Kaninchen; man trifft sie in jedem Follikel. Fig. 7 gibt uns die Abbildung eines Follikelhaufens aus dem Blinddarm eines wenige Tage alten Meerschweinchens. Ein Follikel ist von dem andern mittelst eines grossen Epithelschlauches getrennt, von welchem kleine blinde Zweige (Krypten) nach den Seiten abgehen und so in die Mitte des Follikels eindringen (Fig. 7 Kr., Kr_1.). Beim Kaninchen finden wir gewöhnlich nur Rudimente solcher Seitenzweige: vom Epithelgraben, der die Kuppel eines Follikels umgibt, ragen sie als kleine Knospen in die Follikelmasse hinein. Fig. 6 trifft die Seitenwand eines Follikels (etwa ein Viertel seiner Umgebung) und gibt uns einen Begriff von der Zahl und Anordnung dieser Epithelknospen.

Ich will im Voraus sagen, dass diese Knospen (ebenso wie

auch ausgebildete Krypten, wenn sie da sind) von Phagocyten verzehrt werden; doch geht dieser Process ganz anders in verschiedenen Fällen vor sich.

Die Einwanderung der Leukocyten in das Epithel wurde von Eberth (Würzburger naturwiss. Zeitschrift, 1864) und von Stöhr[1]) entdeckt und von letzterem an mehreren Objekten untersucht. Wer mit den Einzelheiten dieses Processes sich bekannt machen will, muss die Arbeiten von Stöhr (1) und von Zawarykin[2]) nehmen. Rüdinger (8) hat den Schwund der Krypten in der Nähe der Follikel am Processus vermiformis des Menschen untersucht. Gulland (7) hat den Schwund der Epithelknospen der Tonsilla und Thymus beschrieben. Ich kann zu ihren Beobachtungen nur wenig hinzufügen und will darum kurz sagen, dass die Leukocyten vom Follikel zuerst in die nächste Kryptenwand eindringen, so dass diese schon vollständig aufgelockert sein kann, indem die andere Wand, welche der Zottenaxe anliegt, noch vollständig intakt bleibt. Das Epithel wird immer blasser und seine Zellen verschwinden vollständig.

Ich habe gesehen, dass die Leukocyten im Epithel mitotisch sich vermehren, und so entstehen die von Stöhr beschriebenen Leukocytenhäufchen (aus 2—4 bis etwa 20 bestehend). Der Flimmersaum bildet für diese Leukocyten das Dach; wenn es zerstört wird, gerathen die Leukocyten ins Darmlumen. Es kann geschehen, dass eine kleine Oeffnung sich im Dache bildet, bevor die Leukocyten sich stark vermehrt haben; dann kriechen diese alle oder theilweise heraus, und im Epithel bleibt ein rundlicher Sack mit engem Ausgang; durch das Epithel der Mandeln führen von solchen Aushöhlungen, nach Zawarykin, lange, enge, durch Leukocyten gemachte Canäle, so dass die ganze Aushöhlung genau die Form eines Kolbens mit langem Hals vorstellt.

Es bleibt mir noch zu erwähnen übrig, dass während die untersten Enden der Epithelzellen (die in die Höhe enorm auswachsen können) schon zerstört sind, ihre oberen Enden mit Kernen eine neue, obwohl niedrige, doch ununterbrochene und

1) S. Stöhr, Ueber Mandeln und Balgdrüsen. Virchow's Archiv. Bd. 97. 1884.

2) Zawarykin, Ueber das Epithel der Tonsillen. Anatomischer Anzeiger, Bd. 4, 1889, S. 467.

scharfbegrenzte Epithelschicht bilden können. So ist für die Leukocyten im Follikelepithel ein sich immer regenerirender Nahrungsvorrath geschaffen.

b) Schicksal der Kryptenknospen. In den Knospen der Mandeln und der Thymus werden die Epithelzellen durch Leukocyten und ihnen folgende Bindegewebszellen von einander getrennt und zerstört. Einige von ihnen bilden aber dauerhafte Kugeln mit schichtenweise angeordneten verhornten Epithelschuppen („Perlen" Gulland's (7), „Hornkugeln" Stöhr's (2)).

In den Knospen (Kryptenrudimenten) des Darmfollikels sind höchst merkwürdige Processe zu beobachten, die unserer Aufmerksamkeit wohl werth sind.

Nahe dem blinden Ende einer Krypte (oder auch des Epithelgrabens) können die Kerne so stark in die Höhe wachsen, dass sie vom Fuss bis zum Saum einer Epithelzelle sich ausdehnen (Fig. 24 K_1—K_5): an mehreren sind Spiralwindungen zu sehen — Spuren des Widerstandes, den der Kern beim Wachsen überwinden musste. Dabei ist das Protoplasma fast vollständig verbraucht, so dass die Kerne knapp an einander liegen und die Zellgrenzen unsichtbar werden.

An mehreren Kernen können wir auch quere Einschnitte sehen, welche ein Ende, gewöhnlich das obere, theilweise oder vollständig abtrennen. Dann sehen wir auch, dass der ganze Kern in Stückchen zerschnitten und an seiner Stelle eine Säule aus kleinen Kernen entstanden ist (Fig. 24 und 25 K_6).

Wenn wir von solcher Stelle nach oben (zum Darmlumen) die Krypte oder den Epithelgraben verfolgen, so sehen wir, dass die äusseren Glieder der Kernsäule stark anschwellen können (Fig. 25 K_6, K_7) und in kleine ovale Fragmente zerfallen, von denen jeder sein dunkleres Körnchen in der Mitte hat, die Fragmente zerfliessen und bilden eine blasse, nicht scharf contourirte Masse. Die Kernsäule mündet gleich einem Flusse in das Darmlumen und dehnt sich dabei aus (Fig. 25 K_7, Bz). Je weiter wir uns vom Ende des Grabens entfernen, desto mehr wird eine violette Nüance (bei Gentiana-Eosin-Färbung) in diesen zerflossenen Kernen bemerkbar. Zwischen den dunkelvioletten scharf begrenzten Schleimtropfen der Becherzellen und diesen geschwollenen Kernfragmenthaufen giebt es eine vollständige Reihe von Uebergangsformen.

Es ist nicht die Aufgabe dieser Arbeit, den Absonderungsprocess der Becherzellen zu studiren und darum will ich ganz kurz sagen, dass ich mich auf die Seite von Steinhaus[1]) und Lukjanow (wider van Gehuchten[2])) auf das entschiedenste stelle. Im Darmepithel vom Salamander hat Steinhaus gesehen, dass ein Kern mitotisch sich theilt und indem ein dem Lumen näher liegender Kern allmählich zum Schleimtropfen sich umwandelt, dient der andere Tochterkern zur Rehabilitation der Zelle. In solchem Falle spielt die Epithelzelle die Rolle einer einzelligen Drüse; in anderen Fällen kann die Schleimmetamorphose den ganzen Kern ergreifen, so dass die Becherzelle vollständig untergeht.

Denselben Process sehen wir im Epithel des Follikels, nur mit dem wesentlichen Unterschiede, dass der Umwandlung des Kernes zu Schleim eine directe Theilung vorausgeht, und die Umwandlung selbst ist mit einer Art Fragmentation des Kernes verbunden[3]).

Steigen wir jetzt in die Tiefe des blinden Endes der Epithelschläuche hinab, so sehen wir, dass derselbe Process der directen Theilung auch zu anderem Resultate führen kann. In

1) Steinhaus, Ueber Becherzellen im Dünndarmepithel des Salamandra maculosa. Archiv für Anatomie und Physiologie (Physiol. Abtheil.), 1888. Siehe auch Lukjanow, Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle, Leipzig 1891 und Hermann, Ueber regressive Metamorphose des Zellkerns. Anat. Anzeiger, 1888.

2) v. Gehuchten, Le mécanisme de la sécrétion (Anat. Anzeiger, 1891) und v. Seiller, Ueber die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta (Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891).

3) Durch die Thatsache bekommt meine Voraussetzung über die Histogenese des Kittes der Knorpelfibrillen eine unerwartete Stütze (Czermak, Entwicklung des Knorpelgewebes. Diss. Petersburg 1890, russisch). Ich habe den Zerfall der Knorpelzellen in Fibrillenbündel gesehen; vom Kern ist dabei nicht mehr als ein Haufen von Stäbchen und Körnchen sichtbar. Auch zerfliessende Körnchen sind in der Grundsubstanz zu beobachten. Diese Facta und die grosse Affinität, welche die Knorpelkittsubstanz (nicht Fibrillen!) zu den Kernfärbemitteln zeigt, liessen mich die Vermuthung aussprechen, dass die Chromatinkörnchen zerfliessen und die aus Protoplasma entstandenen Fibrillen überschwemmen. Wenn aber in den Becherzellen der Schleim aus dem umgewandelten Kern entsteht und dabei die Färbungsfähigkeit des Chromatins behält, so ist desto wahrscheinlicher, dass es ebenso im Knorpel vor sich geht.

Fig. 27 sehen wir, dass in solchen blinden Enden eine Menge kleiner, ungefärbter, glänzender Kerne entstanden ist, die aber weiter in Fragmente mit einem Chromatinpünktchen in der Mitte zerfallen (Fr). Einige Kerne sind schon ganz leer, aber glänzend (lF). Die letzte Stufe der Deformation ist durch kleine glänzende Körperchen, welche aber die Chromatinhülle noch besitzen, repräsentirt (Fig. 27 bei l, Fig. 28 und 29). Doch in den tief liegenden und fast vollständig vom Epithel (durch seine Auflockerung) abgetrennten Knospen können wir die Schleimabsonderung beobachten: ein enorm ausgewachsener Kern fragmentirt sich in toto und seine in der Mitte der Knospe liegenden Fragmente verlieren ihre scharfe Grenze (Fig. 26 Bzk).

Der ganze Process scheint so zusammengefasst werden zu müssen: der Reiz durch eingewanderte Leukocyten und directe Berührung mit dem Follikelplasma bedingt ein enormes Auswachsen und eine directe Fragmentirung der Epithelkerne. Indem einige neugebildete Kerne, in den Krypten besonders, weiter sich fragmentiren und zu grossen Schleimmassen sich umwandeln, werden die anderen fragmentirten Kerne, besonders in den Epithelknospen, durch eine Art Austrocknung zu kleinen, glänzenden Körperchen umgewandelt.

c) Kurze Uebersicht derselben Erscheinungen beim Meerschweinchen. Fig. 7 stellt eine Hälfte des Schnittes durch einen Peyer'schen Haufen eines jungen (wenige Tage alten) Meerschweinchen dar. Anstatt des Epithelgrabens, welcher die Kuppel gleich einem Ring umgiebt, finden wir eine breite Epithelgrube (Fig. 7 E. gb), die von verwachsenen Kuppeln der Nachbarfollikel umgeben ist. Die Keimcentren liegen in gleichen Abständen von den Gruben und dadurch ist die Mitte der einzelnen Follikel markirt. Die Epithelschläuche, welche von der Grube in die Seiten abgehen, können dem Keimcentrum zuweilen sehr nahe liegen, doch nie berühren sie sich. Wenn ihre Grenze noch scharf ist, bietet das Epithel der Krypten nur die Erscheinungen der Leukocyten-Einwanderung dar. Wo aber die Grenze schon verwischt ist, da treffen wir schon bekannte Erscheinungen. Der Kern sieht wie ein blasser, grünlicher (bei Biondi'scher Färbung) kaum unterscheidbarer Fleck aus (Fig. 31).

Bei aufmerksamer Betrachtung kann man aber sehen, dass die Flecke aus einer grossen Zahl Kernfragmente bestehen, deren jeder eine chromatische Hülle und ein Chromatinpünktchen in der Mitte zeigt.

Wenn diese Schicht untergehender Kerne nicht existirte, so wäre es uns sehr schwer, die Epithelkerne (Fig. 31 Ep. k) von den einzelnen Mesenchymkernen zu unterscheiden (Kz).

Die Bildung der glänzenden Körperchen habe ich nicht gesehen, obwohl ich eine Epithelknospe, welche von der Crypte vollständig abgetrennt war, einmal gefunden habe (Fig. 33). Es war eine Kugel, die an den drei Schnitten der Serie zu beobachten war[1]), mehrere grosse Epithelkerne und zwei eingewanderte Leukocyten enthielt. Anstatt der Zellgrenzen waren nur Streifen vom vacuolisirten Protoplasma zu sehen.

Die Epithelgrenze beim Meerschweinchen unterscheidet sich scharf von der beim Kaninchen durch die Anwesenheit der Heidenhain'schen Phagocyten. Sie liegen immer dem Epithel an, sei es in der Zotte, oder neben einer in dem Follikel liegenden Krypte. Die Erscheinung ist so constant, dass man fast genöthigt ist, ihre Entstehung mit den Zellen in Zusammenhang zu bringen, welche auch immer da sind, namentlich flachen Reticulumzellen, welche die Mesenchymgrenze des Epithels auskleiden[2]). Dass fixe Bindegewebszellen zur Phagocytose besondere Fähigkeit haben, hat Nikiforoff in seiner Arbeit über Entzündung des Unterhautsgewebes gezeigt[3]). In Fig. 32 Ph habe ich zwei solcher Phagocyten abgebildet, von denen einer keinen Kern hat, sondern nur Chromatinkörperchen von einem hellen Hof umgeben; eine Kette heller Vacuolen geht zu dem nächsten Phagocyten über; es ist wahrscheinlich, dass hier zwei Zellen zusammenfliessen, von denen eine ihre Individualität verliert.

d) Die Entstehung der Phagocyten und Pig-

1) Der vierte Schnitt war verdorben, so dass die Kugel vielleicht auch hier da sein konnte.

2) Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Archiv für die gesammte Physiologie, Bd. 43, 1888 (Supplementheft).

3) Nikiforoff, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Granulationsgewebes. Beiträge zur pathol. Anat. und allg. Pathol. v. Ziegler. Bd. 8. 1890.

mentkugeln. Homologen der Hassal'schen Körper. Im Kapitel II habe ich schon die grossen Kugeln beschrieben, deren Inhalt sehr mannigfaltig ist. Obwohl ich eine vollständige Reihe von Uebergangsformen nicht gesehen habe, bin ich doch überzeugt, dass solche Kugeln Ueberreste der ursprünglichen Kryptenknospen sind. Sie liegen zwischen zwei Follikeln und wenn diese so ausgewachsen sind, dass sie einander berühren, werden die zwischen ihnen liegenden Kryptenschläuche vollständig in das Follikelgewebe eingebettet. Wir haben uns aber überzeugt, dass die blinden Enden der Krypten weit resistenter sind, als die Krypten selbst. Während diese schon aufgelockert sind, bleiben die Knospen noch ganz intact; ihr Inhalt ist fast vollständig in Kernfragmente umgewandelt, welche zu glänzenden Körperchen austrocknen. Nun besteht aber der Inhalt der grossen Kugeln hauptsächlich aus solchen glänzenden Körperchen! Es giebt noch eine Aehnlichkeit: die Hülle der Kugel — wenn sie noch da ist — steht mit dem Reticulum im Zusammenhang (Fig. 28 links). Auch sind mehrere Körperchen in Haufen angeordnet, gleich den Fragmenten eines Epithelkernes (Fig. 28 k).

Viel häufiger als solche Kugeln treffen wir Haufen von Phagocyten. Diese Haufen haben auch eine Kugelform (Fig. 29); ihre Grösse und ihre Lage ist dieselbe, so dass man an ihrer Verwandtschaft mit diesen nicht zweifeln kann. Auch hier sind glänzende Körperchen zu sehen, doch sind sie sehr klein geworden und bei der Entfernung des Tubus nehmen sie das Aussehen von Pigmentkörnchen an. Ausserdem sind in diesen Haufen braune Kugeln zu sehen, entweder frei (Pgk) oder im Protoplasma eines Phagocyten liegend (Ph, Fig. 29). In den blasseren Kugeln sieht man auch etwas, was an die glänzenden Körperchen erinnert; auch zeigen einige solche Kugeln bei Gentiana-Färbung eine gemischte braun-violette Nüance, so dass der Gedanke nahe liegt, dass die braunen Kugeln auch aus den Kernen entstehen (vergleiche mk in den Fig. 28 und 29).

Es ist noch zu erwähnen, dass eingewanderte Leukocyten und auch grosse (Retoblasten-?)Kerne in der Hornkugel zu sehen sind. Diese letzteren nehmen immer mehr und mehr Substanz in sich auf (wie es Phagocyt a der Fig. 32 mit seinem Nachbar thut) und so wird die Epithelknospe zu Phagocytenhaufen und Pigmentkugeln umgewandelt.

Der Exsiccationsprocess der Kerne, der in der Bildung der glänzenden Körperchen und Pigmentkörnchen so klar zum Ausdruck kommt, führt uns zu der Annahme, dass die grossen Kugeln (Fig. 28) den sogenannten „Perlen" homolog sind. Diese Perlen wurden von Kanthack[1]), Gulland (7) und Stöhr (3) in den Mandeln und von Maurer[2]) und Gulland (7) in der Thymus beschrieben. Sie entstehen durch Umwandlung der Epithelknospen; dort sind sie so resistent, dass einige eingewanderte Leukocyten nichts an ihnen verändern können. Hier aber wird in Folge der unvollständigen Verhornung die Kugel verzehrt.

In den Phagocytenhaufen sehen wir keine Leukocyten mehr; sie müssen also auch degenerirt sein. Es entsteht nun die Frage, was wird aus Epithelkernen und was aus Leukocytenkernen?

Die Schleim-Metamorphose und die Bildung glänzender Körperchen (Verhornung?) sind das Schicksal der Epithelkerne. Ueber Pigmentkörnchen und braune Kugeln bin ich nicht im Stande, etwas Sicheres zu sagen, obwohl der Uebergang vom Fragmenthaufen zur braunen Kugel ziemlich klar ist.

Den Inhalt dieses Abschnittes will ich so zusammenfassen: das Follikel-Epithel wird von Leukocyten aufgelockert und verzehrt, regenerirt sich aber beständig. Die Kryptenknospen werden theilweise verhornt (indem sie Homologa der Hassal'schen Körper bilden); dann werden sie von Retoblasten durchwachsen und verzehrt, so dass an ihrer Stelle nur eine Gruppe grosser Phagocyten bleibt; die Epithelkerne werden in Hornpartikelchen und vielleicht in Pigmentkugeln umgewandelt.

1) Kanthack, Epithelial pearls in the tonsils. Illustrated Medical News 1889.

2) Maurer, Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphol. Jahrbuch, Bd. 11.

Literatur.

I. Die Entwicklung des Lymphfollikels und das Schicksal des Epithels.

1. Stöhr, Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 33, 1889[1]).
2. Derselbe, Ueber Mandeln und deren Entwicklung. Correspondenzblatt für Schweizer Aerzte. Jahrg. 20, 1890.
3. Derselbe, Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift, Nägeli und Kölliker gewidmet von der Universität etc. in Zürich, 1891.
4. Retterer, Origine et évolution des amygdales chez les mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1888.
5. Derselbe, Origine et developpement des plaques de Peyer chez le lapin et le cobaye. Comptes rendus hebdomadaires de la société de Biologie, 1892 (p. 871—873).
6. Derselbe, Du tissu angiothélial des amygdales et des plaques de Peyer. Mémoires de la société de Biologie, 1892.
7. Gulland, The Developpement of Adenoid Tissue, with special reference to the Tonsil and Thymus. Laboratory Reports of the Royal College of Phisicians. Edinbourgh 1891.
8. Rüdinger, Ueber die Umbildung der Lieberkühn'schen Drüsen durch die Solitärfollikel im Wurmfortsatze des Menschen. Sitzungsberichte der mathem.-physik. Klasse der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München, Bd. 21, 1891.
9. v. Davidoff, Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 29, 1887.
10. Hoyer, Beitrag zur Kenntniss der Lymphdrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 34, 1889.
11a. Tomarkin, Lieberkühn'sche Krypten und ihre Beziehungen zu den Follikeln beim Meerschweinchen. Anatomischer Anzeiger, 1893 (Nr. 6 u. 7).
11b. H. Klaatsch, Ueber die Betheiligung von Drüsenbildungen am Aufbau der Peyer'schen Plaques. Morpholog. Jahrb. Bd. 19, 1893.

II. Reticulum-Entwicklung.

Ausser den schon oben sub Nr. 3, 7, 9 und 11 genannten Arbeiten gehören hierher:

12. Leydig, Lehrbuch der Histologie etc., 1857 (S. 422).
13. His, Beiträge zur Kenntniss der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 10, 1860 (S. 337).

1) Hier ist die ältere Literatur angegeben.

14. Sertoli, Ueber die Entwicklung der Lymphdrüsen. Sitzungsber. der Kais. Akad. d. Wissenschaften in Wien, 1866 (S. 159).
15. v. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre, 1867.
16. Peremeschko, Ueber die Entwicklung der Milz. Sitzungsber. der Wiener Akad. 1867.
17. Orth, Untersuchungen über Lymphdrüsenentwicklung. Dissert. Bonn, 1870 (S. 23).
18. Ranvier, a) Traité technique d'histologie, 1875; b) Gazette medic. de Paris, 1872; c) Comptes rendus de la société de biol., 1873.
19. Bizzozero, a) Sulla struttura delle ghiandole linfatiche, 1872 und b) Beitrag zur Kenntniss des Baues der Lymphdrüsen. Moleschott's Untersuchungen etc., Bd. 11, 1873.
20. A. Budge, Untersuchungen über die Entwicklung des Lymphsystems beim Huhnesembryo. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1877.
21. Chiewitz, Zur Anatomie einiger Lymphdrüsen im erwachsenen und phoetalen Zustande. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1881 (S. 359).
22. K. Bayer, Ueber Regeneration und Neubildung der Lymphdrüsen. Zeitschrift für Heilkunde, Bd. 6, 1885.
23. F. Mall, a) Reticulated and jellow Elastic Tissues. Anatomischer Anzeiger, 1888 (S. 397); b) Das reticulirte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Abhandlungen d. mathem.-physik. Classe der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, Bd. 17, 1891.
24. Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 38, 1891 (S. 393).
25. Laguesse, a) Developpement du tissa reticulé dans la rate. Comptes rendus de la société de biologie, 1891 (S. 25).

III. Die Bildung der Blutplättchen.

26. Hayem, a) Notes sur les caractere et l'évolution des himatoblastes chez les ovipares. Gazette medicale de Paris, 1878 (pag. 15); b) Gaz. medic. de Paris, 1879 (pag. 198); c) Du sang. Paris 1889.
27. Hlava, Die Beziehung der Blutplättchen Bizzozero's zur Blutgerinnung und Thrombose. Ein Beitrag zur Histogenese des Fibrins. Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie. T. 17, 1883.
28. Gibson, The blood forming organs and blood formation. The Journal of anatomy and physiology normal and pathological. Vol. 20, 1886.
29. Howell, The life History of the formed Elements of the blood especially the red blood corpuscles. Journal of Morphology. Vol. 4, 1891 (pag. 110).
30. a) Mondino e Sala, Sulla produzione delle piastrine nel sangue dei vertebrati ovipari, 1888; b) La production des plaquettes dans

le sang des vertebrés ovipares. Archives Italiennes de biologie, 1889, T. 12 (pag. 297—303).
31. Mondino, Sulla genesi e sullo sviluppo degli elementi del sangue nei vertebrati. Palermo 1888.
32. A. Oppel, Unsere Kenntniss über die Entstehung der rothen und weissen Blutkörperchen. Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathol. Anatomie von Ziegler, Bd. 3, 1892 (enthält ein kurzes Referat aus den oben sub 26—30 genannten Arbeiten).

IV. Keimzellen.

33. Arnold, Ueber Kern- und Zelltheilung bei acuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und der Milz. Virchow's Archiv, Bd. 95, 1884.
34. Derselbe, Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressive und regressive Metamorphose. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 30, 1887.
35. Derselbe, Weitere Mittheilungen über Kern- und Zelltheilungen in der Milz etc. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 31, 1888.
36. Cornil, Sur la multiplication des cellules de la moelle des os par division indirecte dous l'inflammation. Archive de Physiologie, 3me Serie, vol. 10, 1888.
37. Denys, La cytodiérèse des cellules geantes et des petites cellules incolores de la moelle des os. La Cellule, 1886.
38. Derselbe, La Fragmentation indirecte. La Cellule, T. 5, 1889.
39. Demarbaix, Division et degeneration des cellules geantes de la moelle des os. La Cellule, T. 5, 1889.
40. Howell, Observations upon the occurence, structure and function of the geant cells of the marroce. Journal of Morphology, vol. 4, 1891.
41. Gulland, The Nature and Varieties of Leukocytes. Reports from the Laboratory of the royal college of Physicians. Edinbourgh, 1891.
42. Foà, Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin, Bd. I (R. Virchow gewidmet), 1891.

Erklärung d. Abbildungen auf Taf. XXXIV, XXXV u. XXXVI.

Tafel XXXIV.

Die Bezeichnungen sind dieselben für alle Figuren:

F = Follikel.
Kc = Keimcentrum.
K = Kuppel.
Pf = Pforte.
Ep Gr = Epithel-Graben.
Z = Zotte.
Dl = Darmlumen.
pm = Peritoneum mit Muscularis.
mes = Mesenchym.
ep = Epithel.
Ls = Lymphsinus.
g = Gefäss.

Fig. 1—6. Die Entwicklung des Follikels im Blinddarm von Kaninchen. Fig. 1—3 sind mittelst Camera-lucida und Obj. Nr. 4 Hartn. gezeichnet, Fig. 4 und 5 sind beide bei 50-facher Vergrösserung abgebildet.

Fig. 1. Der Querschnitt durch das Follikelgebiet des Blinddarmes eines neugeborenen Kaninchens. Zwei Follikelanlagen sind als Verdichtungen des jungen Bindegewebes (Mesenchymknospen) zwischen den Zottenfüssen bemerkbar. Nur grössere Kerne sind durch Camera-lucida wiedergegeben.

Fig. 2. Dieselbe Serie. Ein sich ins Epithel schon einbohrender Follikel.

Fig. 3. Ein Präparat von einem 5-tägigen Kaninchen. Zwei Follikel sind schon gut ausgebildet, ihr Fundus erreicht fast die Muscularis; ihre Kuppeln liegen in einer charakteristischen Epithelnische („Epithel-Graben", Ep Gr). In den Zotten zwischen den Follikeln ist der Verwachsungprocess klar. Bei Kr K geht ein Epithelschlauch in die Tiefe (Krypten-Knospe).

Fig. 4. Der Follikel eines einmonatlichen Kaninchens. Die Kuppel ragt ein wenig in das Darmlumen, die Zotten sind schon verwachsen. Am Halse ist der junge Follikel mit seinen Nachbarn verwachsen; die Ueberbrückung ragt mit ihrer unteren Oberfläche gleich einem Trichter in den schon ausgebildeten Lymphsinus; der Trichter bildet die Ausgangspforte (Pf) für den Follikelinhalt.

Fig. 5. Der Follikel aus dem Blindsack eines erwachsenen Kaninchens. Verwachsene Zotten bedecken die Kuppel, so dass nur eine enge Oeffnung zum Epithel-Graben führt. Links ist der Lymphsinus den beiden Nachbarfollikeln gemeinsam; rechts ist der Sinus doppelt (Ls Ls_1). Der Fundus enthält das Keimcentrum; an der Seitenwand ist die Stelle der Epithelreste: Hassal'schen Körper (H K), Kryptenknospen (Kr Kn) und Phagocyten-Haufen (Ph H) schematisch angedeutet. Die Epithelgrenze ist seitens des Follikels aufgelockert, was durch punktirte Linien wiedergegeben ist. Die Conturen sind mittelst Camera-lucida gezeichnet, die Abbildung ist aber so verkleinert, dass sie genau 50-fache lineare Vergrösserung hat, um mit der Fig. 4 vergleichbar zu sein.

Fig. 6. Ein Schnitt durch die Seitenwand eines Follikels. Kr K = Krypten-Knospen.

Fig. 7. Eine Hälfte des Querschnittes eines Peyer'schen Haufens eines wenige Tage alten Meerschweinchens. Statt des Epithelgrabens finden wir nur einzelne breite Epithel-Gruben (E Gb), die entweder in der Mitte (E Gb_2), oder an der Seite (E Gb_1) getroffen sind. Von ihnen nach den Seiten ausgehende Krypten werden quer, längs oder schräg geschnitten. Kr = zwei Krypten, welche sehr leicht ein Keimcentrum simuliren könnten,

wenn das Lumen und die Erscheinungen der Grenzzerstörung (siehe Fig. 31) nicht da wären. Kc_1 = Keimcentrum eines Follikels, Kc_2 = Keimcentrum eines anderen. Hartn. Obj. 4.

Tafel XXXV.

Fig. 8—13. Die Reticulum-Entwicklung.

Fig. 8. Ein Präparat aus einer Querschnittserie aus dem Ende des Coecum-Blindsackes eines neugeborenen Kaninchens (derselben Serie gehören die Präparate der Fig. 1 u. 2 an). Pikrinsäure, Gentiana (nach Bizzozero)-Eosin. Mit Alkohol stark ausgezogen. Die Mesenchymknospe hat das Epithel schon ausgewölbt, so dass die Kuppel (K) und der Epithel-Graben (Ep Gr) schon deutlich sind. Bei Z Basis der Zotte. In der Mitte der Follikelknospe ist ein rund-maschiges Netz, an ihrer Basis ein langmaschiges. Die Mehrzahl der Kerne gehören den Ribbert'schen Zellen (Retoblasten = R), deren eine (R_1) im Processe der Umwandlung zu einem Balken getroffen ist (Kern blass, unscharf, Protoplasma wie ein dunkler Schweif ausgebreitet). Kz = die Keimzelle, welche in 3 Paar tingibler Körper zerfallen ist. 3 Chromosomen liegen mit ihren Sphären im Protoplasma. Gezeichnet mittelst Camera-lucida und Obj. Nr. 7 Hartn.; Vollendung bei Wasser-Immers. Nr. 11.

Fig. 9. Eine Serie der Schnitte aus dem Ende des Blindsacks eines 5-tägigen Kaninchens wurde mittels Agar-Agar angeklebt, mit Gentiana-Eosin gefärbt und wieder in Aq. dest. für mehrere Stunden übertragen. Nachdem Agar gequollen, wurde die Serie grob ausgepinselt. R = Retoblast, R_1 = flach gewordener Retoblast (Ribbert'sche Zelle), R_2 = zwei Retoblasten im Umwandlungsprocesse getroffen: das Protoplasma flach ausgebreitet, der Kern zu einem Haufen blasser Fleckchen zerfallend. H. Obj. 7, Details bei Wasser-Immers. Nr. 11.

Fig. 10—13: verschiedene Phasen der Netzbildung. Stückchen aus dem Coecum eines 28-tägigen Kaninchens wurden in Pikrinsäure 6 Stunden gehärtet, 24 Stunden im fliessenden Wasser ausgewaschen, 24 Stunden in $^1/_3$% wässeriger Hämatoxylinlösung und ebenso lange in $^1/_2$% gelbem Kalichromicum gehalten, in Aq. dest. 24 Stunden macerirt, flach auf dem Gefrier-Apparat ausgebreitet und so (tangential) geschnitten. Schnitte nach sorgfältiger Auspinselung entweder in Kali acet. conc. oder (nach Entwässerung) in Dammarlack eingeschlossen. Camera-lucida, Obj. 8 Hartn., Details mit Wasser-Immers. Nr. 11.

Fig. 10. Eine Reticulum-Knospe aus der Mitte eines Follikels aus zwei Zellen bestehend. Am Fusse der Knospe blasser Kern-Rest (K R).

Fig. 11. Einzellige Knospe aus der Mitte eines Follikels. Der Retoblast ist mittelst eines breiten Fusses mit dem vacuolisirten Balken

verbunden; rechts bildet das Protoplasma selbst eine vacuolisirte Ausbreitung.

Fig. 12. Eine Lamelle aus der peripheren Schicht eines Follikels: die Mitte der Lamelle zeigt Spuren der Vacuolisirung und in der Mitte enthält sie einen Kernrest aus 5 blassen Flecken und einigen Körnchen bestehend.

Fig. 13. Junges Reticulum aus der Mitte des Follikels: junger Balken a sieht ganz ähnlich, wie das Protoplasma des Retoblasten aus. Die Ausbreitung b zeigt die Spuren eines abgerissenen Retoblasten: Franzen am oberen Rande, Körnchen in der Mitte. Zwei Retoblasten (R) gehen allmählich in die Netzfäden über.

Fig. 14. Ein Schnitt durch die Mitte des Follikels eines 2-monatlichen Kaninchens, welches 6 Tage gehungert hat. Chrom-Essigsäure, Safranin. Das Präparat sieht fast wie ein ausgepinseltes aus. Grosse Keimzellen fehlen vollständig. Bei a ein Lymphocyt (?) ist durch 4 Protoplasma-Brückchen mit dem Netze verbunden (Uebergangsform vom Retoblasten zum Lymphocyten (?)).

Fig. 15—23: die Entwicklung der Blutplättchen. Fig. 15—20 sind mittelst Cam.-luc. (Obj. 8 Hartn.) gezeichnet und mit Obj. 11 Wasser-Immers. vervollständigt. Fig. 21—23 sind mittelst Cam.-luc. und Obj. 11 gezeichnet.

Fig. 15. Das Präparat von einem 28-tägigen Kaninchen. Chrom-Osmium-Essigsäure ($^1/_4\,\%+^1/_4\,\%+1\,\%$), Gentiana-Eosin (stark ausgezogen). Fundus folliculi (Keimcentrum). Die Axe der Figur stellt eine ununterbrochene Reihe grosser Keimzellen dar; rechts eine ruhende Zelle, dann eine mit längsgespaltenen Chromosomen (paarige Anordnung), dann wieder zwei ruhende Zellen, dann eine mit endogenem Zerfall in grosse tingible Körper. Am linken Ende eine grosse Höhle (wahrscheinlich aus zwei Keimzellen entstanden), mit tingiblen Körpern und fertigen Plättchen gefüllt. Die Zellmembran ist aufgelöst. Bei x wahrscheinlich ein Amphiaster eines grossen kernhaltigen Plättchens (oder eines Erythroblasten?). Unten zwei kleinere Keimzellen, deren Kerne Amphiaster- und Tochterknäuel-Stadium darstellen (Km). Der ganze blutbildende Strang ist von kleinen Zellen (Kz) umrahmt, deren einige ebensogut für Keimzelle, als für Lymphocyt gedeutet werden können (y). tg K = echter einzeln liegender tingibler Körper. Zwischen tg K und y ein einzeln liegendes Plättchen. r Bl = fast fertiges rothes Blutkörperchen.

Fig. 16. Aus derselben Serie: ein Blut bildender Zellenstrang, dessen Zellen vollständigen Haufen von tingiblen Körpern zerfallen sind. Auch Tochterknäuel (von Erythroblasten?) sind da. Die Kerne der Umgebung sind nicht abgebildet.

Fig. 17. Ein Präparat vom erwachsenen Kaninchen. Chrom-Essigsäure ($^1/_4\,\%+1\,\%$), Chromsäure ($^1/_8\,\%$), Gentiana-Eosin (stark ausgezogen). Hartn. Obj. 8, Details mit Obj. 11 Wasser-Imm. Eine

Stelle aus dem Keimcentrum ganz nahe der basalen Oberfläche. In der Axe der Figur liegt eine Reihe knospender Kerne. Der grosse Kern rechts ist im Anfang der Knospung. In der Mitte treiben 3 kleine mit einander verbundene Kerne jeder eine Knospenkette (zwei nach oben, einer nach unten). Rechts von ihnen ist ein Kern mit drei Knospen; er steht fast gewiss im Zusammenhang mit der mittleren Kernkette, welche links in einen grossen vollständig fragmentirten Kern übergeht; hier sehen wir (K_1) in den zwei untersten Fragmenten directe Theilung der Chromatinmasse (Kernkörperchen?). Er_1 = homogener Erythroblast, Er_2 = Erythroblast mit dem Chromatinnetze; tg K = drei tingible Körper, wahrscheinlich aus einer kleinen Keimzelle hervorgegangen; der mittlere scheint sich zur directen Theilung vorzubereiten; bei tg K_1 eine zweite solche Gruppe, wo das mittlere Körperchen diese Theilung schon ausgemacht hat.

Fig. 18. (Aus derselben Serie, wie Fig. 17.) Er_1 = homogener Erythroblast, Er_2 = ein solcher mit dem Chromatinnetze. Pm, Pm_1 = Plättchen-Mitosen. Kz = Keimzelle. Zwischen Pm und Er_1 liegt eine sich theilende Attractions-Sphäre. Hartn. Obj. 8, Details mit Obj. 11.

Fig. 19. Eine Serie aus der Grenze der Follikeltragenden Region eines 4-wöchentlichen Kaninchens. Chrom-Essigsäure, Gentiana-Eosin (schwach ausgezogen). Zwischen den Lymphocyten und Keimzellen liegen zwei junge, kernhaltige Plättchen frei. Sie scheinen sich eben getheilt zu haben. Hartn. Obj. 8, Details Obj. 11.

Fig. 20. Aus derselben Serie, wie Fig. 19. Eine riesige Keimzelle ist in drei Paaren tingibler Körper zerfallen. Die Zellmembran ist noch bemerkbar (unten), das Protoplasma ist zu einer homogenen (theilweise noch körnigen) Masse aufgelöst.

Fig. 21—23 sind mit Obj. 11 Wasser-Immers. Hartn. und Camera lucida gezeichnet.

Fig. 21. Aus derselben Serie, wie Fig. 19 und 20. Drei junge Plättchen, frei in einer grossen Höhle — aufgelöste Keimzellen — liegend. Im Profil liegendes zeigt characteristische Spindelform. En face liegende sind Reifungsformen: rechts jüngere (einem tingiblen Körper ähnliche), links eine reifere, mit zerfliessendem Chromatinsaume (vergl. tg K und P der Fig. 15).

Fig. 22. Erwachsenes Kaninchen. Chrom-Essigsäure, Gentiana-Eosin (stark ausgezogen). Neben einer mittelgrossen Keimzelle liegt in einer grossen Höhle ein einziges fast reifes Plättchen: der Chromatinsaum ist kaum zu unterscheiden. Dieses Plättchen ist an seiner Stelle wahrscheinlich durch noch nicht vollständig zerflossenes Protoplasma gehalten: es liegt im hellen, durch einen hellgrauen Ring umrahmten Hofe (vergleiche mit Fig. 20 und 23).

Fig. 23. Das Präparat von einem erwachsenen Kaninchen (Chrom-Essigsäure, Gentiana-Eosin). Drei in einer grossen Höhle liegende Plättchen. Sie sind noch mit den Protoplasma-Resten durch Fädchen verbunden; eins ist schon reif, kernlos und spindelförmig.

Tafel XXXVI.

Epitheluntergang. Phagocytenbildung.

Fig. 24—30 sind von Präparaten des erwachsenen Kaninchens abgebildet (Fixirung: Chrom-Essigsäure, Erhärtung: Chromsäure $^1/_8$%, Färbung: Gentiana-Eosin). Fig. 31—33 von einem wenige Tage alten Meerschweinchen (Pikrinsäure, Ehrlich-Biondi'sche Flüssigkeit). Sämmtliche Figuren sind mittelst Camera-lucida und Obj. 7 Hartn. gezeichnet und mit Obj. Nr. 11 Wasser-Immers. vervollständigt.

Fig. 24. Der Sack des Epithelgrabens (1 der Fig. 1); L = Lumen, F = Follikelmasse, R = flache Reticulumzellen, l = eingewanderte Leukocyten; K_1 = ein Epithelkern, welcher in die Höhe wächst; K_2 = Kernsäule mit Spiralwindungen; K_3 und K_4 = eine solche in Querfragmente zerfallend; bei K_4 und K_5 = das Ende der Säule zerfliesst.

Fig. 25. Grabenepithel aus dem Gebiete (2) der Fig. 1. L = Lumen, F = Follikelkuppel, DL ist die Richtung des Darmlumens, Kr K = die Richtung der Tiefe des Grabens (der Krypten-Knospen), R = flache Reticulumzellen, l = in Lumen des Grabens hineingekrochener Leukocyt; K_6 = Kernsäule mit dem sich fragmentirenden Gipfel, K_7 = Endstadium (Zerfluss des fragmentirten Kernes), Bz = Becherzelle.

Fig. 26. Eine vom Epithelgraben abgetrennte Kryptenknospe. Bzk = zu Schleimtropfen sich umwandelnde Kerne (Becherzellen-Kerne).

Fig. 27. Eine Kryptenknospe, welche vom Epithelgraben durch Epithel-Auflockerung fast vollständig abgetrennt ist. Die Mehrzahl der Kerne sind klein, glänzend und zerfallen in Fragmente; bei lF = ein leer gewordener Fragment; links von dem eingewanderten Leukocyten l liegen zwei solche Fragmente.

Fig. 28. Ein Homologon der Hassal'schen Körper (umgewandelte Kryptenknospe); graue Kugel mit „glänzenden Körperchen" gefüllt; diesen sehen den leeren Fragmenten der Fig. 27 ganz ähnlich und sind stellenweise zu kernförmigen Klumpen angesammelt (vergleiche K mit BcK der Fig. 26 und K_7 der Fig. 25). In der Mitte liegt ein sich bildender Phagocyt, rechts von ihm einige eingewanderte Leukocyten. R = wahrscheinlich eine Reticulumzelle, die sich in Phagocyten umwandelt (vergleiche mit R der Fig. 24 und 25 einerseits und mit dem Phagocyten der Fig. 28 und 30 andererseits).

Fig. 29. Ein Phagocytenhaufen (verzehrte Kryptenknospe). Glänzende Körperchen, sind sehr klein geworden. Die grosse braune Kugel liegt im Leibe des Phagocyten Ph; neben ihm liegen zwei kleinere in einem zerfallenen Phagocyten; rechts liegt eine solche Kugel ganz frei. Die Kugel mk hat braun-violette Farbe und ist wahrscheinlich ein metamorphosirter Kern (vergleiche mit mk der Fig. 28).

Fig. 30. Ein grosser, zwischen den Follikelzellen (FZ) liegender Phagocyt. H = Höhle, wo andere Phagocyten desselben Haufens liegen.

Fig. 31. Die Grenze einer im Follikel eingebetteten Krypte; ep k = Epithelkerne, die den Kernen der Keimzellen (Kz) fast ganz gleich aussehen; l = in Epithel eingewanderter Leukocyt; R = flache Reticulumzelle, L = Leukocyten. Die Kerne der Epithelzellen, welche der Grenze anliegen, zerfallen in Fragmente und sind bei oberflächlicher Beobachtung leicht zu übersehen.

Fig. 32. ep = Zottenepithel mit einem eingewanderten Leukocyten; Ph = zwei Heidenhain'sche Phagocyten; der rechte scheint seine Individualität zu verlieren: der Kern ist in Körner zerfallen, deren ein Theil in den linken Phagocyten hineingezogen werden; rK = rothes Blutkörperchen.

Fig. 33. Eine Epithelkugel mit eingewanderten Leukocyten.

Die Nervenendigungen in der Thränendrüse der Säugethiere.

Von

A. S. Dogiel,

Professor der Histologie an der Kais. Universität Tomsk (Sibirien).

Hierzu Tafel XXXVII.

G. Retzius (1) wandte zuerst im Jahre 1888 das Methylenblau als Färbemittel der Nerven bei den kleinen Speicheldrüsen des Kaninchens an, welche sich an der Zungenwurzel in der Nähe der Papilla foliata befinden. Er beobachtete, dass zu den Alveolen der Drüse sehr feine varicöse Nervenfäserchen herantreten, welche dieselben von allen Seiten umflechten, und, eng an die Membr. propria sich anschliessend, rund um die Alveolen

ein dichtes Netzwerk bilden. Ob diese feinen Nervenfäserchen auch in das Innere der Alveolen eindringen, diese Frage zu entscheiden ist nach der Meinung von Retzius sehr schwer, obgleich einige der Alveolen auf ihn den Eindruck machten, als ob die genannten Fäserchen zwischen den Zellen endigten. Ein Eindringen der Nervenfäserchen in die Drüsenzellen selbst hat Retzius nicht beobachtet.

Bald darauf beschrieb Ramón y Cajal (2) die Nervenendigungen in der Submaxillardrüse der Ratte und des Kaninchens, indem er zum Färben der Nerven die von ihm veränderte Methode Golgi's anwandte. Nach seinen Beobachtungen dringen die marklosen Nervenfasern zugleich mit den Blutgefässen in die Drüse ein und bilden um die Alveolen herum ein Geflecht, von welchem sich feine Fibrillen abtheilen, die auf der Membr. propria oder auf der äusseren Oberfläche der Drüsenzellen frei endigen.

R. Fusari und A. Panasci (3), welche die Nerven der serösen Drüsen der Zungenwurzel von Säugethieren untersuchten, fanden, dass diese Nerven zwischen den Drüsenläppchen ein dichtes Geflecht bilden. Von diesem Geflecht gehen Fasern aus, welche jedes Läppchen umgeben, darauf in feine Nervenfäden zerfallen und schliesslich nicht nur die einzelnen Drüsenalveolen, sondern auch die Drüsenzellen als Netz umflechten.

Bei Beschreibung der Innervation der Drüsen, die an der Mundschleimhaut der Zungenbasis gelegen sind, sagt G. Marinescu (4), dass er nach Anwendung des Methylenblaus zwischen den Drüsenläppchen Nervenstämmchen eingelagert beobachtet habe, die aus markhaltigen und marklosen Fasern bestanden. Von besagten Stämmchen gehen Nervenfasern nach den Drüsenacini aus und umflechten diese in Form eines zarten Nervennetzes, von welchem sich wiederum feine Fibrillen abtrennen, die die Membr. propria der Alveolen durchdringen und zwischen den Drüsenzellen endigen.

P. Korolkow (5), der in meinem Laboratorium die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen der Säugethiere vermittelst des Methylenblaus untersuchte, fand, dass die marklosen Nerven, indem sie in feine Aestchen zerfallen, die Drüsenalveolen in Art eines Interalveolarnetzes umgeben, von dem feine Aestchen ausgehen, welche die Membr. propria durchdringen und darauf in

sehr feine varicöse Fibrillen zerfallen. Diese letzteren bilden auf der Oberfläche der Drüsenzellen ein dichtes Netz. An der Bildung des genannten Netzes nehmen, nach Korolkow's Beobachtungen, auch diejenigen Aestchen Antheil, welche aus der Theilung der Achsencylinder der markhaltigen Fasern hervorgehen.

G. Retzius (6) hat in der letzten Zeit aufs neue nach der Methode Golgi's das Verhalten der Nerven zu den Speicheldrüsen der Mundhöhle des Kaninchens und des Hundes untersucht, wobei laut seinen Beobachtungen feine varicöse Fasern die Drüsenacini umflechten und varicöse Seitenästchen weiter senden, welche nach einer wiederholten Theilung in Endästchen frei auslaufen. Ob die besagten Endästchen zwischen die Drüsenzellen eindringen und ob sie sich auf der Membrana propria oder unter derselben unmittelbar auf der äusseren Oberfläche der Zellen ablagern, diese Fragen lässt Retzius offen und äusserst sich bei dieser Gelegenheit, wie folgt: „Ich habe mich vielfach bemüht, zu eruiren, ob diese freien Endäste in die Alveolen eintreten und dort intercellular endigen, wie es mir früher in den Methylenblaupräparaten zuweilen vorzukommen schien, obwohl ich damals betonte, dies sei „sehr schwer zu entscheiden". Nach den Befunden Ramón y Cajal's beim Pankreas wäre eine solche Endigung in den Speicheldrüsen des Mundes in der That sehr wahrscheinlich. Ich muss aber gestehen, dass ich mich nie davon sicher überzeugen konnte. Vielmehr sah ich stets, wie früher Ramón y Cajal, in Präparaten, wo die Nervenendigungen sich in guter Lage befanden, um beweisende Bilder zu bekommen, nur Verästelungen an der Aussenseite der Drüsenzellen, nicht zwischen ihnen. Es war sogar unmöglich zu eruiren, ob die Nervenfasern an der Aussenseite der Membrana propria oder zwischen ihr und der Drüsenzellenbekleidung sich befinden, was natürlich von physiologischem Interesse sein kann. Jedenfalls kommen sie den Drüsenzellen sehr nahe, und es ist wohl wahrscheinlich, dass sie dieselben direkt berühren."

Derselbe unermüdliche Forscher beschreibt in der IV. Folge seiner „Biologischen Untersuchungen" die Nervenendigungen in den sogenannten Parotiden der Salamander (Salamandra maculata) und Unterzungendrüsen der Eidechsen (Lacerta agilis), und sagt, dass feine Nervenfasern sich an die Drüsenzellen anschliessen

und, zwischen dieselben in der Richtung des Drüsenlumens eindringend, frei endigen.

Schliesslich spricht sich Prof. C. Arnstein (7) in einer Anmerkung zu seiner Abhandlung „Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger" unter anderem anlässlich der Nervenendigungen in den Zungendrüsen, im Pankreas und in der Harder'schen Drüse in dem Sinne aus, dass es ihm nicht gelungen sei, vollständig beweiskräftige Präparate zu erlangen zur befriedigenden Lösung der Fragen, ob die Nervenfäden auf der Oberfläche der Drüsenalveolen ein Netz oder ein Geflecht bilden, ob die besagten Fäden sich über oder unter der Membr. propria befinden und ob sie im letzteren Falle zwischen die Drüsenzellen eindringen.

Wenn man nun alle oben angeführten literarischen Data hinsichtlich der Frage über die Nervenendigungen in den serösen und Schleimdrüsen des Mundes nebeneinanderstellt, so ist es nicht schwer zu bemerken, dass in dieser Frage bis jetzt noch einander widersprechende Urtheile existiren: einige Forscher (Ramón y Cajal und Retzius in einer seiner früheren Arbeiten) behaupten, dass die Nerven auf der Membrana propria oder auf der äusseren Oberfläche der Drüsenzellen frei endigen, andere (Fusari und Panasci, Marinescu) sind der Meinung, dass sie zwischen die Zellen eindringen und, dieselben umflechtend, ein Netz bilden, die dritten (Korolkow) fassen die Nervenendigung nur als ein Ueberzellennetz auf, das unter der Membrana propria der Drüsenalveolen belegen ist. Endlich haben in letzter Zeit einige Forscher (wie z. B. G. Retzius in seiner letzten Arbeit) beobachtet, dass die Nerven zwischen die Drüsenzellen eindringen und frei endigen, während andere (Arnstein) sich nicht entschliessen können ihre Meinung entschieden für oder gegen die eine der eben angeführten Ansichten auszusprechen.

Indem ich mich bemühte, wenigstens einige der oben angedeuteten Fragen aufzuklären, welche die Nervenendigungen in den Drüsen betreffen, habe ich als Objekt meiner Untersuchungen die Thränendrüse des Kaninchens und des Meerschweinchens gewählt, da dieselbe bei den genannten Thieren sich in Form eines ziemlich flachen, mehr oder weniger in die Länge ausgezogenen

Organs darstellt; in Folge dessen kann man hier die von mir vorgeschlagene Methode zur Färbung der Nerven mit Methylenblau sehr bequem anwenden. In den meisten Fällen verfuhr ich in folgender Weise: Bei dem soeben getödteten und bald darauf verbluteten Thier wurde die ganze Thränendrüse ausgeschnitten, auf dem Objektivglase ausgebreitet und mit einigen Tropfen von $^1/_{10}$—$^1/_{16}$ % Methylenblaulösung behandelt, wobei gewöhnlich bereits nach 15—30 Minuten eine stellenweise sehr vollständige Färbung der Nerven erfolgte. Die Fixirung der gefärbten Präparate wurde durch eine Mischung gesättigter wässriger Lösung von pikrinsaurem Ammoniak und 1 % Osmiumsäure im Laufe von 18—24 Stunden bewirkt, worauf einige der Präparate direct in Glycerin eingeschlossen und dann untersucht wurden, während die Untersuchung anderer Präparate erst dann geschah, nachdem sie zuvor in kleine Stückchen zerzupft worden waren; oft wurde das bereits fixirte zum Zerzupfen bestimmte Präparat noch mit Pikrokarmin Hoyer's gefärbt. Ausserdem wurde von mir zur Färbung der Nerven auch die Methode Golgi's in Anwendung gebracht; aber ungeachtet aller meiner Bemühungen konnte ich bei Anwendung dieser Methode nur die Färbung der Ausführungsgänge der Thränendrüse erlangen, während die Nerven gewöhnlich ungefärbt blieben, oder, wenn sie auch Färbung annahmen, so doch eine sehr unvollkommene und ungenügende.

An den Präparaten, welche nach der oben angegebenen Methode mit Methylenblau gefärbt sind, ist ersichtlich, dass die Nerven mit einigen Stämmchen von verschiedener Dicke in die Drüse eintreten und zugleich mit den Blutgefässen und den gröberen Ausführungsgängen in die Zwischenschichten des lockeren Bindegewebes eindringen, welche die grösseren Drüsenläppchen von einander abgrenzen. Alle Stämmchen bestehen fast ausschliesslich aus marklosen und nur einer sehr beschränkten Anzahl markhaltiger Nervenfasern. In ihrem Verlauf zerfallen die Nervenstämmchen in einzelne Aestchen, welche, in die erwähnten Zwischenschichten eingelagert, sich zwischen die kleinen Drüsenläppchen hineinbegeben, wobei die einen derselben die kleinen arteriellen und venösen Aestchen und Ausführungsgänge begleiten und schliesslich mit ihnen zusammen in die Läppchen eindringen (Fig. 1), während die anderen, sich unterwegs von den ersteren absondernd, ihre Richtung direct zu den Läppchen nehmen.

Die Nervenstämmchen und die durch deren Theilung entstandenen Aestchen, welche die Gefässe und Ausführungsgänge begleiten, entsenden gewöhnlich sowohl zu diesen, wie zu jenen abgesonderte feine Zweigchen. Diejenigen Aestchen, welche für die Gefässe (Arterien und Venen) bestimmt sind, umspinnen die Wände derselben in Art eines dichten Geflechts[1]), von welchem eine Menge feiner varicöser Fäden ausgehen, die in die Muskelhaut der Gefässe eindringen, wo sie sich zwischen den Muskelzellen einlagern, mittelst kurzer Seitenfäden mit einander anastomosiren und ein Endnetz bilden; die Maschen dieses Netzes verlaufen mehr oder weniger circulär und haben eine in die Länge gedehnte Form.

Was diejenigen Nervenästchen anbetrifft, welche für die Ausführungsgänge bestimmt sind, so verlaufen sie längs den Wänden derselben und geben nach und nach während ihres ganzen Verlaufs unter verschiedenen Winkeln eine ganze Reihe von feineren Seitenästchen und Fäden ab, welche sich mit einander verflechten und um die Wände, sowohl der dicken wie auch der feinen Ausführungsgänge ein engmaschiges Geflecht bilden (Fig. 1), das sehr an dasjenige erinnert, welches in der Wand der Blutgefässe gelegen ist.

Die Aestchen des soeben beschriebenen Geflechts entsenden ihrerseits wiederum in das Epithel der Ausführungsgänge eine Menge äusserst feiner varicöser Fäden, welche, wie das besonders deutlich bei den dicken, mit cylindrischen und cubischen Epithelzellen ausgepolsterten Ausführungsgängen bemerkbar ist, zwischen die einzelnen Epithelzellen eindringen und ihre Richtung zum Lumen der Gänge nehmen. Die beschriebenen interepithelialen Fäden verändern ihre ursprüngliche mehr oder weniger senkrechte Richtung in verschiedenem Niveau von der freien zum Lumen gerichteten Oberfläche des Epithels der Ausführungsgänge, und zwar beugen sie sich unter einem Winkel und nehmen dann ihren Lauf, sich zwischen den Epithelzellen schlängelnd, unterwegs bald nach unten sich senkend, d. h. sich der äusseren Oberfläche des Epithels nähernd, bald nach oben steigend, wobei sie auf ihrem ganzen Verlaufe zahlreiche Seitenfädchen absenden,

1) An der Bildung des Geflechts nehmen auch, so viel ich beobachten konnte, die markhaltigen Nervenfasern Antheil.

welche sich mit den benachbarten Fädchen und zuweilen auch mit den Aestchen und Fäden, welche die Ausführungsgänge umflechten, vereinigen und ein Interepithelial-Netz, resp. -Geflecht, bilden.

Einige dieser Nervenfäden scheinen frei mit kleinen Verdickungen zu endigen, wie dieses G. Retzius bei den Parotiden des Salamanders und den Unterzungendrüsen der Eidechse beschreibt; jedoch Verdickungen ähnlicher Art kann ich nicht als freie Endigungen anerkennen, sondern bin geneigt dieselben als Resultat einer nicht ganz gelungenen Tinction zu betrachten. In der That trifft man bei der Nervenfärbung nach der Methode Golgi's oder mit Methylenblau bekanntlich oft an einem und demselben Präparate neben Stellen, wo die Färbung verhältnissmässig vollständig ausgefallen ist, auch solche, wo die Nerven sich nur zum Theil gefärbt haben; selbst im Falle einer anscheinend vollständig gelungenen Nervenfärbung können wir dennoch nicht ganz davon überzeugt sein, dass vielleicht einige Fäden gänzlich ungefärbt geblieben, andere aber nur eine gewisse Strecke weit gefärbt worden sind, in Folge dessen sie uns als Fäden erscheinen, welche frei endigen.

Das, was ich soeben hinsichtlich der Interepithelial-Nervenfäden bemerkt habe, bezieht sich in gleicher Weise auf die freien Nervenendigungen im Allgemeinen und unter anderem auch auf die Protoplasmafortsätze der Nervenzellen der Retina: werden nicht alle, sondern nur einige Zellen oder die Protoplasmafortsätze der Zellen nicht in ihrer ganzen Erstreckung gefärbt, so erhalten wir die Neuronen Waldeyer's; jedoch bei möglichst vollständiger Färbung der Zellen mit ihren Fortsätzen, haben wir die Möglichkeit, auf den Flächenpräparaten der Netzhaut vollständig deutlich die unmittelbare Verbindung zwischen den Protoplasmafortsätzen der Zellen constatiren zu können.

Wenn wir daher auf die Existenz freier Nervenendigungen in diesem oder jenem Organ, dessen Nerven mit Methylenblau oder nach der Methode Golgi's gefärbt waren, namentlich, wenn es sich dabei noch um Schnitte handelt, schliessen, so müssen wir in unserem Urtheile sehr vorsichtig sein und es scheint mir, dass die Frage über freie Nervenendigungen durchaus noch nicht als entschieden angesehen werden kann, und bei vielen Organen,

in welchen ihr Vorkommen gegenwärtig als unzweifelhaft gilt, existiren sie vielleicht in Wirklichkeit gar nicht.

Wie ich bereits oben bemerkt habe, treten die Aestchen, welche aus der Theilung der Nervenstämmchen entstehen, die Ausführungsgänge begleitend, an die Drüsenläppchen heran, und zerfallen hier zugleich mit den Aestchen, die sich direct in die Läppchen begeben, in einzelne Fasern, Zweigchen und Fädchen, welche, wie aus Fig. 1 u. 2 ersichtlich ist, mit einigen Maschen die Drüsenalveolen umflechten und sich an deren Membr. propria anschliessen.

Die Drüsenalveolen sowohl in der Thränendrüse, wie auch im Pankreas, haben die Form mehr oder weniger breiter, recht bedeutend in die Länge ausgezogener und dabei gewundener Schläuche, welche von der feinen Membr. propria umgeben sind; an die innere Oberfläche der letzteren legen sich Drüsenzellen von konischer Form mit abgeplatteten Seiten an, welche bei den oben erwähnten Thieren ihrer Structur nach zu den Eiweissdrüsenzellen gerechnet werden müssen.

In den meisten Fällen färben sich bei der Tingirung der Nerven der Drüse mit Methylenblau auch einige der Drüsenzellen (Fig. 2 u. 9), was indess durchaus nicht verhindert, den Verlauf der Nervenästchen und Fädchen zu verfolgen, im Gegentheil, man hat sogar dann und wann die Möglichkeit, mit grösserer Genauigkeit ihre Beziehungen zu den Zellen selbst zu bestimmen.

Gewöhnlich bemerkt man überall an den Theilungsstellen und längs dem Verlaufe der Nervenfasern ovale Kerne (Fig. 1, 2 u. 13), welche, wovon ich oft Gelegenheit hatte, mich bei Zupfpräparaten zu überzeugen, zu abgeplatteten spindelförmigen Zellen gehören. Die marklosen Nervenfasern selbst bestehen aus mehr oder weniger feinen varicösen Fäden, Achsencylindern, welche durch Methylenblau intensiv blau gefärbt werden (Fig. 1 u. 13); in dieser Beziehung stimmen meine Beobachtungen mit den Untersuchungen Kölliker's[1]) über den Bau der marklosen Nervenfasern der Milz überein, welche mit Osmiumsäure behandelt worden waren.

1) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der sechsten Versammlung in Wien, 7—9. Juni 1892.

Es bilden sich meistentheils an den Theilungsstellen der einen oder der anderen Faser vieleckige Erweiterungen, in deren Mitte oder Rande sich ebensolche Zellen anlagern, wie sie auch im Verlauf der Fasern vorhanden sind (Fig. 1 u. 13); an der Stelle der soeben erwähnten Erweiterungen entsteht, so viel ich beobachten konnte, eine Verflechtung derjenigen Fäden, aus denen die Fasern bestehen, und von dieser aus lösen sich einzelne Bündel nach verschiedenen Seiten ab, welche ihre Richtung zu den Drüsenschläuchen nehmen.

Von den Fäserchen, welche die Drüsenschläuche umflechten, theilen sich gewöhnlich sehr feine Zweigchen und varicöse Fädchen ab, wobei sowohl diese als auch jene an irgend einer Stelle die Membr. propria der Schläuche durchbohren, worauf sie meistens sogleich in eine gewisse Anzahl sehr feiner varicöser Fädchen zerfallen, welche sich anfangs gerade an der Grenze zwischen den Drüsenzellenbasen befinden, wodurch jedes Fädchen die Form einer gebrochenen Linie erhält (Fig. 2—9). Am Rande der Drüsenschläuche, beim Uebergange der beschriebenen Fädchen von der dem Beobachter zugewandten Oberfläche der Schläuche zur entgegengesetzten Fläche erscheinen sie in optischen Schnitten als mehr oder weniger grosse blaue Punkte; in vielen Fällen, namentlich bei Zupfpräparaten, löst sich die Membr. propria stellenweise mehr oder weniger vom Drüsenepithel ab, und dann kann man ganz deutlich beobachten, dass die Nervenfädchen, wie dieses von Korolkow bei den Speicheldrüsen ganz richtig beschrieben worden ist, unter der Membr. propria der Drüsenschläuche belegen sind.

Die soeben erwähnten Fädchen durchkreuzen alsdann in ihrem Verlauf einander und zerfallen nach und nach in eine Menge äusserst feiner, bald kürzerer, bald längerer varicöser Fädchen, von welchen die einen sich auf der äusseren Oberfläche des Epithels der Drüsenschläuche ausbreiten, während die anderen zwischen die Zellen des Epithels eindringen — Interepithelialfädchen (Fig. 2—11). Die ersteren liegen gleich den Aestchen und Fäden, von denen sie ausgehen, oberflächlich, unmittelbar unter der Membr. propria, winden sich im Zickzack an der Grenze zwischen den Drüsenzellenbasen und, indem sie sich früher oder später mit anderen benachbarten Fäden verbinden, bilden

sie auf der äusseren Oberfläche des Drüsenepithels ein engmaschiges Netz (Fig. 2—9).

In Folge dessen, dass die Nervenästchen und Fäden und die von ihnen ausgehenden Fädchen, wie oben erwähnt, sich an der Grenze zwischen den Zellenbasen befinden, ist es begreiflich, dass die Maschen dieses Netzes eine unregelmässige, viel- (fünf-, sechs-)eckige Gestalt annehmen, was durch die Form der Zellenbasen bedingt wird; aber gewöhnlich findet man neben den bezeichneten Fädchen beständig auch solche, welche sich an der Aussenseite der Zellen ausbreiten.

An den Zupfpräparaten trifft es sich sehr häufig, dass die Zellenbasen sich in den Drüsenschläuchen ein wenig auseinander geschoben haben und dann kann man deutlich die sich zwischen ihnen windenden äusserst feinen varicösen Fädchen wahrnehmen (Fig. 10), welche sich bis dicht an deren Uebergang in das eine oder andere Nervenästchen verfolgen lassen, wodurch die unzweifelhafte Nervennatur dieser Fädchen festgestellt wird.

Einige der beschriebenen Fädchen dringen etwas tiefer in die Zwischenräume zwischen den Zellenbasen ein, während andere im Gegentheil viel oberflächlicher verlaufen, fast dicht unter der Membr. propria, wobei man gleichzeitig bei ein wenig veränderter Brennweite die grossen runden oder ovalen Kerne der Zellen wahrnehmen kann, die in vieleckigen, mit blauen Fädchen umschriebenen Figuren eingelagert sind (Fig. 8 und 9). Ausserdem sind in Zupfpräparaten zuweilen auch ganz isolirte Drüsenzellen mit am Rande ihrer Basen verlaufenden varicösen Nervenfädchen wahrnehmbar (Fig. 12a, b).

In dem Falle, wenn sich zugleich mit den Nerven auch einige der Drüsenzellen färben, tritt die Beziehung der Nervenfädchen zu diesen letzteren noch deutlicher hervor, da die intensivere Färbung und das varicöse Aussehen der Fädchen die Möglichkeit gewähren, ihren Verlauf leicht zu verfolgen und zu beobachten, wie sie bald längs des Randes der Zellenbasen, bald stellenweise an der äusseren Oberfläche der Zellen verlaufen (Fig. 2 und 9).

Was die Interepithelialfädchen anbetrifft, so ist es an Drüsenpräparaten in toto, wie auch an Zupfpräparaten leicht, bei allmählicher Veränderung der Brennweite wahrzunehmen, dass diese Fädchen in senkrechter oder schräger Richtung zum Lumen der

Drüsenschläuche zwischen die Drüsenzellen eindringen, wobei sie gewöhnlich in verschiedener Entfernung von dem inneren, dem Lumen zugewandten, Ende der Zellen ihre Richtung verändern: einige von ihnen verlaufen eine gewisse Strecke in mehr oder weniger senkrechter Richtung, biegen alsdann, oft fast dicht am inneren Ende der Zellen, unter einem Winkel ab und verlaufen, sich verschiedenartig krümmend, zwischen den Zellen, welche sie umflechten; in ihrem ganzen Verlauf nähern sie sich bald dem Lumen der Drüsenschläuche, bald der äusseren Oberfläche des Drüsenepithels und vereinigen sich schliesslich mit den benachbarten Interepithelialfäden oder auch mit den Fädchen und Aestchen, welche ein Ueberzellennetz bilden (Fig. 2, 4, 11 und 12). Die anderen Fädchen verlaufen anfangs, mehr oder weniger sich windend, zwischen den Epithelialzellen, worauf sie sich in einiger Entfernung vom Lumen des Drüsenschlauches plötzlich nach aussen wenden, sich unterwegs aufs neue zwischen den Zellen hindurchschlängeln; sie lassen sich oft bis dicht an das Ueberzellennetz hin verfolgen, mit dessen Fäden sie sich vereinigen.

Ausserdem trifft man unter den Interepithelialfäden zuweilen auch solche an, welche dem Anscheine nach zwischen den Zellen des Epithels frei endigen. Freie Endigungen, wie sie Retzius bei den Parotiden des Salamanders und bei den Unterzungendrüsen der Eidechse (Taf. XVII, Figg. 3, 4 und 5) beschrieben und dargestellt hat, findet man bald am Lumen des Drüsenschlauches, bald in der Nähe von dessen Oberfläche.

Von allen beschriebenen Interepithelialfäden gehen der Reihe nach Seitenfäden aus, welche ebenfalls auf- und absteigend zwischen den Drüsenzellen verlaufen, wobei sie unterwegs oft Theilungen unterworfen sind und sich schliesslich mit den benachbarten Interepithelialfädchen oder mit den Fäden des Ueberzellennetzes vereinigen; auch scheinen einige von ihnen frei zu endigen (Fig. 11).

An den Zupfpräparaten gelingt es oft, einzelne Zellen oder Zellengruppen sammt den Interepithelialfäden zu isoliren, und in solchen Fällen, wie dieses in Fig. 12 dargestellt ist, kann man wahrnehmen, wie das eine oder das andere Fädchen anfangs längs der Zelle verläuft, dann eine Biegung macht und die Zelle halbringförmig in der Querrichtung einschliesst, worauf es wiederum Krümmungen macht und in derselben Weise eine andere be-

nachbarte Zelle umwindet, oder, sich nach aussen oder innen wendend, wiederum parallel der Längsachse der Zelle sich niederlegt. Oft trifft man Zellen mit mehreren sie umflechtenden Interepithelialfäden an, oder irgend ein Fädchen zieht sich am Rande der Zelle in der Richtung von ihrer Basis zur Spitze hin, bildet nahe an dieser Spitze eine bogenförmige Windung und kehrt am anderen Rande der Zelle aufs neue zur Basis derselben zurück (Fig. 12 c).

An denselben Zupfpräparaten trifft man ferner beständig neben den abgesonderten Zellen auch ganz isolirte Drüsenschläuche mit gefärbten Nerven, wobei man die Möglichkeit hat, sich besonders anschaulich mit den Nervenfäden und Aestchen bekannt zu machen, welche die Schläuche umflechten, und zugleich auch mit dem Ueberzellennetz und den Interepithelialfädchen; viele dieser letzteren erscheinen, namentlich bei einer gewissen Brennweite, als blaue Punkte, welche bei Veränderung der Brennweite allmählich in Fäden übergehen und eine bedeutende Strecke weit zwischen den Zellen verfolgt werden können. Hier muss ich noch bemerken, dass alle Fädchen, welche die Drüsenzellen umflechten (die Interepithelialfädchen, wie auch die zwischen den Zellenbasen und an der Oberfläche der Zellen selbst befindlichen Fäden) den letzteren dicht anliegen, gleichsam angeklebt erscheinen, wovon man leicht an Zupfpräparaten sich überzeugen kann, und nur mit Mühe sich von den Zellen absondern, lassen, indem man das Deckgläschen des Präparates mittelst einer Nadel ein wenig andrückt und nach rechts und links verschiebt.

Was die Interepithelialfädchen anbetrifft, welche frei endigen, so erkläre ich mir die Anwesenheit solcher Fäden, wie bereits oben bemerkt, nur durch die nicht vollständige Nervenfärbung. Zu Gunsten dieser Ansicht sprechen, meiner Meinung nach, auch die Abbildungen, welche Retzius seiner ersten Arbeit (Taf. XXII, Fig. 3, 9, 11 und 12), wie auch der letzten (Taf. XVIII, Fig. 2, 3, 4 und 5) über die Endigungen der Nerven in den Drüsen beigefügt hat. Wenn man die unbedeutende Anzahl Nervenfäden, welche Retzius in den angeführten Zeichnungen dargestellt hat, mit der Anzahl Nervenfäden vergleicht, die man bei gelungenen, mit Methylenblau gefärbten Präparaten erhalten kann, so sieht man, dass auf Retzius' Präparaten viele Fäden ungefärbt geblieben sind und unter solchen Umständen bietet sich keine

Schwierigkeit dar, selbst dort freie Endigungen wahrzunehmen, wo sie in Wirklichkeit gar nicht vorhanden sind.

Ausser den Nerven färben sich in der Thränendrüse oft auch eigenthümliche flache Zellen, welche an der Peripherie der Drüsenschläuche belegen sind. Die bezeichneten Zellen haben eine unregelmässige sternförmige Gestalt und enthalten kleine, runde oder ovale Kerne; sie legen sich der äusseren Oberfläche der Membr. propria der Drüsenschläuche an (Fig. 14). Die Zellenfortsätze erscheinen oft abgeplattet und zerfallen in eine Menge plättchenartiger Aestchen, welche, sich mit ähnlichen der benachbarten Zellen vereinigend, um die Drüsenschläuche ein Zellennetz, reticulum, bilden (Fig. 14).

Die sternförmigen Zellen treten auf den Präparaten, welche längere Zeit der färbenden Einwirkung des Methylenblaus unterworfen gewesen waren, besonders deutlich hervor und erinnern zuweilen sehr an jene eckigen, unregelmässigen Erweiterungen, welche sich an der Stelle der Theilung der Nervenfasern zwischen den Drüsenschläuchen bilden, ohne jedoch etwas Gemeinsames mit ihnen zu haben; sie gehören vielmehr, aller Wahrscheinlichkeit nach, zu der Membr. propria der Schläuche.

Was den Ursprung der Ausführungsgänge der Thränendrüse anbetrifft, so beginnen diese, soweit man aus den nach Golgi'scher Methode gefärbten Präparaten ersehen kann, gleich den anderen serösen Drüsen, zwischen den Zellen als feine Intercellular-Röhrchen, welche dicht bis an die äussere Oberfläche der Drüsenzellen reichen und oft mit kleinen Erweiterungen runder oder ovaler Form endigen. Alle Intercellular-Röhrchen gehen darauf in ein dickeres Intraalveolar-Röhrchen über, von welchem oft noch kurze Fortsätze, Intracellular-Röhrchen, ausgehen, welche unmittelbar in die Drüsenzellen eindringen und in ihnen mit kleinen Erweiterungen endigen, wie dieses auch bei dem Pankreas des Menschen beobachtet wird. Von den Inter- und Intracellular-Röhrchen theilen sich ihrerseits wiederum mehr oder weniger konische kurze Seitenästchen ab, welche sich in der Substanz der Zellen selbst einlagern.

Somit unterscheiden sich die Anfänge der Ausführungsgänge der Thränendrüse durchaus nicht von denen der anderen serösen Drüsen.

Auf Grund aller Angaben, welche von mir hinsichtlich der

Nerven der Thränendrüse bei Säugethieren erlangt wurden, kann man folgende Schlüsse ziehen:

a) Die Thränendrüse empfängt fast ausschliesslich marklose Nervenfasern, welche, die Blutgefässe und die Ausführungsgänge umflechtend, mit ihnen zusammen und zum Theil auch abgesondert in die Drüsenläppchen eintreten.

b) Die Nervenfasern und die aus deren Theilung entstehenden Aestchen umgeben in den Drüsenläppchen mit einigen Schlingen die Drüsenschläuche und bilden ein Geflecht, indem sie auf der Membr. propria derselben sich lagern.

c) Von dem genannten Geflecht gehen sehr feine Aestchen und Fäden aus, welche die Membr. propria der Schläuche durchbohren und unter derselben in eine Menge Fädchen zerfallen; die letzteren, welche sich vorzugsweise an der Grenze zwischen den Drüsenzellenbasen einlagern, durchkreuzen und vereinigen sich mit einander und bilden ein Ueberzellennetz.

d) Von dem Ueberzellennetz sondern sich schliesslich äusserst feine Fädchen ab, welche in das Drüsenepithel eindringen, wo sie sich vielfach theilen und darauf sich zwischen den Zellen schlängelnd und sich mit andern gleichen Fädchen verbindend, ein Interzellennetz bilden, in dessen Maschen einzelne Zellen eingelagert sind.

e) Unter den Nervenfäden des Ueber- und Interzellennetzes trifft man zuweilen Fädchen an, welche dem Anscheine nach frei endigen; aber das Erscheinen solcher Fädchen muss man als Resultat einer unvollständigen Nervenfärbung ansehen, in Folge dessen sich das eine oder das andere der Nervenfäden nicht in seiner ganzen Ausdehnung gefärbt hat, sondern nur eine gewisse Strecke weit.

Ohne Zweifel ist das oben beschriebene Verhalten der Nerven zu den Drüsenzellen überhaupt bei allen serösen Drüsen und wahrscheinlich auch bei den Schleimdrüsen vorhanden, und nach den Arbeiten von Fusari und Panasci (über die serösen Drüsen der Zunge), Ramón y Cajal (über das Pankreas), G. Retzius (über die Parotiden des Salamanders und die Unterzungendrüsen der Eidechse) und meiner Arbeit muss man die Frage über das Verhalten der Nerven zu den Drüsenzellen als entschieden betrachten, wenigstens in dem Sinne, dass die Nerven in eine sehr enge Berührung mit den Drüsenzellen treten: sie dringen nicht nur zwischen die Zellen ein, wie dieses Ramón y Cajal und Retzius behaupten, sondern sie umflechten auch jede einzelne Zelle, indem sie ein Interzellennetz bilden.

Literatur.

1. G. Retzius, Ueber Drüsennerven. Verhandl. des Biol. Vereins in Stockholm. 1888.
2. Ramón y Cajal, Nuevas aplicaciones del metodo del coloracion de Golgi. Barcelona. 1889.
3. R. Fusari und A. Panasci, Les terminaisons des nerfs dans la muqueuse et dans les glandes séreuses de la langue des mammifères. Archives Italiennes de Biologie. T. XIV, Fasc. 1–2, 1890.
4. G. Marinescu, Ueber die Innervation der Drüsen der Zungenbasis. Verhandl. d. Physiol. Gesellsch. zu Berlin. 1891.
5. P. Korolkow, Die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen. Anat. Anzeiger. No. 18. 1892.
6. G. Retzius, Ueber die Anfänge der Drüsengänge und die Nervenendigungen in den Speicheldrüsen des Mundes. Biologische Untersuchungen. III. Neue Folge. 1892.

   —, Zur Kenntniss der Drüsennerven. Biologische Untersuchungen. IV. Neue Folge. 1892.
7. C. Arnstein, Die Nervenendigungen in den Schmeckbechern der Säuger. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 41. 1893.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVII.

Alle Abbildungen sind mittelst einer Camera lucida von Oberhäuser von Präparaten entnommen, die mit Methylenblau gefärbt und mit einem Gemisch aus einer gesättigten wässerigen Lösung pikrinsauren Ammoniaks mit 1% Osmiumsäurelösung fixirt waren.

Fig. 1. Ein einzelnes Thränendrüsenläppchen des Meerschweinchens. a) Die Ausführungsgänge mit den sie umflechtenden Nervenfasern und Aestchen; b) Nervenfasern und Aestchen, welche sich zwischen die Drüsenschläuche einlagern und dieselben umflechten. Obj. 4 Reichert.

Fig. 2. a) Eine marklose Nervenfaser mit den aus ihrer Theilung entstehenden Aestchen (b), welche sich zwischen die Drüsenschläuche einlagern; c) Nervenästchen und Fäden des Ueber- und Interzellennetzes. Kaninchen. Obj. 6 Reichert.

Fig. 3—7. a) Nervenästchen, welche zwischen den Drüsenschläuchen belegen sind; b) Nervenästchen und Fäden des Ueberzellen- und Interzellennetzes. Kaninchen. Obj. 8a Reichert.

Fig. 8—9. a) Nervenästchen, welche sich zwischen die Drüsenschläuche einlagern; b) Nervenzweigchen und Fäden, welche ein Ueberzellennetz bilden. Kaninchen. Obj. 8a Reichert; Fig. 7 ist bei Obj. 6 Reichert gezeichnet.

Fig. 10. Einige auseinander geschobene Drüsenzellenbasen mit den zwischen ihnen liegenden Nervenfäden des Ueberzellennetzes. Kaninchen. Obj. 8a Reichert.

Fig. 11. Drüsenschläuche im Durchschnitte. a) Nervenfädchen, welche ein Interzellennetz bilden. Kaninchen. Obj. 8a Reichert.

Fig. 12. a, b, c, d und e) Isolirte Drüsenzellen mit ihnen anliegenden Nervenfädchen, welche zu dem Ueberzellen- und zu dem Interzellennetz gehören. Kaninchen. Obj. 8a Reichert.

Fig. 13. Eine marklose Nervenfaser, an deren Theilungsstelle sich eine Erweiterung von unregelmässiger Form gebildet hat. Meerschweinchen. Obj. 6 Reichert.

Fig. 14 A u. B) Flache Zellen, welche der Membr. propria der Drüsenschläuche anliegen. Fig. A ist bei Reichert's Obj. 8a gezeichnet und Fig. B bei Reichert's Obj. 6.

Ueber Rückbildungserscheinungen im Gewebe des hyalinen Knorpels.

Von

B. Solger.

Hierzu Tafel XXXVIII.

In einer früheren Arbeit[1]) beschrieb ich als neu halbmondförmige oder sichelähnliche Ablagerungen, die ich innerhalb gewisser knorpeliger Gebilde, namentlich im Septum narium des Schafes in der Umgebung der Zellen aufgefunden hatte. Sie schlossen hier regelmässig an den einen, dem Perichondrium abgewandten Pol gewisser Knorpelzellen sich an und wurden von mir als Ausscheidungsprodukte der betreffenden zelligen Elemente gedeutet. Was zunächst ihre Beziehungen zur Intercellularsubstanz betrifft, so waren die meisten (sie pflegten zu Gruppen von 3—5 Gliedern vereint zu stehen) ganz von derselben umschlossen, während der einer Zelle zunächst gelegene (zugleich der grösste) Halbmond „in die Wandung der Knorpelhöhle gleichsam eingesprengt" sich zeigte. Mit ihrer Entfernung von der zugehörigen Knorpelhöhle oder Knorpelzelle nahm auch die Grösse der Sicheln ab, so dass das letzte Glied einer Gruppe manchmal nur von einigen blassen Körnchen repräsentirt wurde. Aber auch an den grösseren, einheitlichen, der Zelle näheren Gebilden lassen sich dunkle Schatten nachweisen, die quer über die Sicheln verlaufen und den Eindruck hervorrufen, als wären diese gegliedert und aus Stäbchen zusammengesetzt. Da nun die von der Zelle am weitesten entfernten Halbmonde oder Sicheln die kleinsten waren, da sie manchmal, wie schon bemerkt, häufig nur unter dem Bilde gesonderter kleiner Körnchen erschienen, so schloss ich daraus, die Substanz verschwinde innerhalb der Intercellularsubstanz, werde dort aufgelöst. Sie verfallen also somit demselben Schicksal,

1) B. Solger, Ueber pericelluläre und intracelluläre Ablagerungen im Hyalinknorpel. Dies. Arch., Bd. 34, p. 408 flgd.

wie die von mir — auch dieser Befund war noch nicht beschrieben — in der subperichondralen Zone nachgewiesenen elastischen Fasern, die im Innern des Knorpels auch nicht mehr nachgewiesen werden konnten. Die Frage, ob diese Sicheln innerhalb der Intercellularsubstanz unter irgend einer Form später wieder auftauchen oder ob sie an Ort und Stelle zum Aufbau der Intercellularsubstanz verwendet würden, musste ich damals unentschieden lassen, doch glaubte ich den Befund „weniger als eine Phase des Aufbaues", als vielmehr „als ein Zeichen der Rückbildung" des betreffenden Knorpelabschnittes auffassen zu sollen.

Die Substanz der Sicheln liess sich ebenso wie die der elastischen Fasern durch Eosin gut hervorheben. Um die Eosinfärbung haltbar zu machen, empfahl ich nach raschem Abspülen der Präparate in Aqu. dest. dieselben in gesättigter Alaunlösung auszuwaschen und auch dem als Einschlussmittel dienenden Glycerin einige Alaunkörnchen beizufügen. Ich war nach einigem fruchtlosen Herumprobiren selbständig auf diesen kleinen Kunstgriff gekommen, möchte aber an dieser Stelle meinen Vorgängern Eloui und Gierke, deren Angaben mir erst später bekannt wurden, nachträglich volle Gerechtigkeit widerfahren lassen. Eloui löst, wie Gierke (Färberei zu mikroskopischen Zwecken, Braunschweig 1885, pag. 57) angiebt, das Eosin in reinem Glycerin und fügt zur Fixirung des Farbstoffes dem als Einschlussmittel dienenden Glycerin Alaun bis zur Sättigung hinzu, und Gierke dehnt zu demselben Zwecke die Verwendung des Glycerins noch weiter aus, nämlich auf „verschiedene Anilinfarben, welche an und für sich nicht haltbar sind" (l. c. pag. 57).

Zu jenen Sicheln kam noch eine mattglänzende, nur innerhalb der Knorpelhöhle nachweisbare, pericelluläre Substanz, die ich als eine Vorstufe der Sicheln anzusehen geneigt war. Dass der von Ranvier (Techn. Lehrb. d. Histol. S. 387 und 388, Fig. 85) aus dem Arytaenoidknorpel des jungen Hundes beschriebene Ring von „gröberen Körnern", die an der „Oberfläche des Protoplasmas" liegen, vielleicht den Sicheln anzureihen ist, wurde von mir (s. dieses Archiv Bd. 39, pag. 352) schon hervorgehoben. Ranvier selbst hatte zwar die Frage gestellt, ob Beziehungen zwischen den im Innern der Kapsel gebildeten Granulis und den ausserhalb derselben gelegenen (aus denen nach ihm durch Ver-

schmelzung elastische Fasern entstehen) obwalten möchten, eine Beantwortung derselben aber nicht gegeben. — In jener Eingangs citirten Mittheilung erwähnte ich auch kurz, dass ich mit den Halbmonden oder Sicheln identische Abscheidungen auch beim Menschen wahrgenommen hätte, und fügte eine bei Zeiss homogen. Imm. $^1/_{18}$ aufgenommene Abbildung hinzu, welche drei dieser Gebilde von einem frischen Schnitt durch den Rippenknorpel eines 19jährigen Individuums erkennen lässt. Sie waren dort freilich bei weitem nicht so deutlich ausgeprägt, als ich sie nun vom Menschen schildern werde. Vielleicht gehört auch Bergmann's Befund aus dem Septum nar. des erwachsenen Menschen hieher (s. dessen Disqu. micr. de cart., In.-Diss., Dorpat 1850, Fig. 1 c).

Das Material, welches der folgenden Schilderung zu Grunde liegt, stammt vom erwachsenen Menschen, und zwar beziehen sich die Figuren 1—5 auf den Rippenknorpel. In Fig. 1 ist eine von der Wandung der Höhle etwas zurückgezogene Knorpelzelle wiedergegeben, wie sie bei hoher Einstellung dem Auge des Beobachters sich darbot. Von der Oberfläche des Zellkörpers gehen feine, stachelartige Fortsätze aus, die dicht gedrängt stehen und zwischen denen stärker lichtbrechende, tropfenartige Auflagerungen zum Vorschein kommen. In einiger Entfernung von der freien Fläche der Knorpelhöhle findet sich noch im Bereiche der „Kapsel“[1]) eine sichelförmige Einlagerung, die in ihrem rechten Flügel an der concaven Fläche eine deutliche Zähnelung erkennen lässt, während von ihrer linken Hälfte tropfen- oder körnerartige Partikel sich abgelöst haben. Die Sichel mit ihren Partikeln, sowie die dem Zellkörper aufgelagerten Mikrosomen, wie man sie mit Dekhuyzen (1889) nennen kann, stimmen hier in ihrem Lichtbrechungsvermögen untereinander überein, so dass es gerechtfertigt erscheint, sie in Beziehung zu einander zu bringen. Der Process, der zur Ausscheidung einer Sichel führte, war also zeitweilig unterbrochen, die Sichel gelangte so in das

1) Hierunter verstehe ich stets nur die concentrisch geschichtete Wanderung der Knorpelhöhle, auch wenn diese Schichtung nur in Gestalt bogenförmiger Segmente ausgeführt ist, deren Schichtung schon am frischen Präparat hervortritt.

Innere der mittlerweile gebildeten Partie der Kapsel, aber die Zelle traf nun von neuem Anstalten, ihre frühere Thätigkeit wieder aufzunehmen.

In Fig. 2 ist der Process weiter gediehen. In einiger Entfernung von dem oberen, spitzeren Ende der Knorpelhöhle, die von der geschrumpften Knorpelzelle nur zum Theil ausgefüllt wird, findet sich in der Intercellularsubstanz eine schmale, sichelförmige Abscheidung. Dem gegenüberliegenden, etwas mehr gerundeten Abschnitt der Knorpelhöhle liegt eine ziemlich ausgedehnte, nach innen zackig begrenzte zweite Ausscheidung an, die, da von dem Grunde der kleinen Einschnitte dunkle Schatten gegen den convexen Rand hinziehen, sich ausnimmt, als wäre sie aus der Verschmelzung kleiner zähnchenartiger Theilchen hervorgegangen. — In der folgenden Abbildung (Fig. 3) treten die Sicheln, die hier noch feiner gestrichelt sind, als in der vorigen, zwar nur im Gebiete des einen Zellpoles auf, aber dafür sind es mehrere, nämlich drei, von denen die zwei der Zelle näher liegenden (zugleich grösseren) am einen Ende in zwei Zipfel gespalten sind. Der Vorgang der Abscheidung der Sicheln ist ferner mit dem Bestehen einer mehrfach geschichteten Kapsel combinirt. Die Zelle füllt kaum den vierten Theil ihrer Höhle aus und enthält zwei grosse Fettkugeln. — In Fig. 4 nimmt ein einziger Fetttropfen die Stelle der Zelle ein, seine obere Hälfte wird von einer pericellulären gegliederten Abscheidung überdeckt. Beide füllen zusammen die Knorpelhöhle fast vollkommen aus. Die Intercellularsubstanz, welche die Höhle umschliesst, zeigt zwei ziemlich scharf getrennte Zonen, eine äussere homogene und eine innere körnige. Letztere ist in ihrer oberen Hälfte repräsentirt durch feine Körnchen, die stellenweise zu bogenförmigen Segmenten gruppirt erscheinen, während die untere Hälfte von weit grösseren rundlichen oder cylindrischen Ablagerungen von starkem Lichtbrechungsvermögen durchsetzt ist, die der pericellulären Abscheidung ähneln. Die Zelle ist also hier nach Ausscheidung feinerer Körnchen und gröberer Schollen zu Grunde gegangen.

Wie in Fig. 3 treten auch in Fig. 5 (bei mittlerer Vergrösserung, Zeiss D, aufgenommen) beide Processe, die Kapselbildung und die Abscheidung stark lichtbrechender Gebilde neben einander auf, doch sind in Fig. 5 keine eigentlichen

Sicheln oder Halbmonde vorhanden, sondern statt ihrer nur einige neben einander gereihte, stark lichtbrechende Körnchen, die den beiden Polen der Zelle entsprechend in den Scheitel eines Segments der Kapselcontouren eingesprengt sind. Die Zelle füllt übrigens hier die Knorpelhöhle fast vollkommen aus.

Neu ist, so viel ich weiss, wenigstens für den Menschen die Thatsache, dass der Vorgang der Kapselbildung mit der Abscheidung der von mir entdeckten Sicheln combinirt vorkommt, davon war bei meinem ersten Hauptobject (Sept. cart. nar.) nichts wahrzunehmen. Dagegen fehlt dem hier geschilderten Rippenknorpel wieder ein bei dem vorigen Objecte so deutlich hervortretender Zug, das auf eine bestimmte Zone beschränkte Vorkommen der Sicheln und ihre strenge Orientirung.

Man unterscheidet bekanntlich, soweit das postembryonale Leben in Betracht kommt, ein direktes und ein indirektes (A. v. Kölliker) Knorpelwachsthum, oder ein inneres, intracartilaginäres und ein appositionelles, durch das Perichondrium vermitteltes, wobei die fibrilläre Grundsubstanz allmählich eine hyaline Umwandlung erleidet und chondrinhaltig wird. Bei dem inneren Wachsthum, mit dem wir es hier nur zu thun haben, liegt die Sache insoferne einfacher, als eben nur die Knorpelzelle in Betracht kommt. Der Process ist im Vergleich zu dem vorigen verkürzt[1]). Bleibt die Bildung[2]) und Ablagerung von hyaliner

1) Solger, Ueber Knorpelwachsthum. Fortschritte der Medicin, 1889, No. 22.

2) Ich stelle mir den Vorgang der Bildung neuer Intercellularsubstanz im Innern des Knorpels als eine Art Ausscheidung vor, als das Austreten eines durch die Lebensthätigkeit der Knorpelzellen gebildeten, der Interfilarmasse beigemengten Materials vor. Nach Strasser (Morph. Jahrb., Bd. V) entsteht in den Extremitätenknorpeln von Salamander- und Tritonenlarven durch theilweise Umwandlung des „Protoplasmas" eine dichte Kittsubstanz im Alveolarenwerk, welchem sich weiterhin durch Wachsthumsdruck comprimirte Zellen und Zellentheile beimengen (prochondrale Elemente) die in die Knorpelgrundsubstanz mit einbezogen werden. A. v. Kölliker (l. c. p. 317) vermag Strasser's Schilderungen der ersten Knorpelentwicklung nicht zu bestätigen. Meiner Meinung nach handelt es sich bei den „prochondralen Elementen" einfach nur um zu Grunde gehende Zellen, deren Material an Ort und Stelle keine weitere Verwendung findet. — Für ein progressives Aufgehen von Knorpelzellen in Grundsubstanz (unter Verlust ihrer Individualität) trat später Spina (Sitzungsber. d.

Grundsubstanz hinter der Zelltheilung zurück (Klein), dann finden sich 2, 4 und mehr Knorpelzellen in einer Kapselhöhle. Im andern Falle werden sie durch Scheidewände von Intercellularsubstanz von einander gesondert, die vielleicht durchaus neue Bildungen darstellen, vielleicht aber auch zum Theil von bereits bestehender, durch Umlagerung und Verschiebung hierhergelangter Zwischensubstanz abzuleiten sind. Denn soll die Apposition neuer Intercellularsubstanz an die Innenfläche der Wandung, an der ich selbstverständlich festhalte, nicht zu hochgradiger Verengerung und schliesslich zu Obliteration führen, so muss auch gleichzeitig eine Erweiterung der Knorpelhöhle statthaben. Als in diesem Sinne wirksam kommen drei Möglichkeiten in Betracht, entweder geschieht dies durch gleichzeitige Resorption (Schiefferdecker) an gewissen Partien der Innenfläche, oder 2) durch Verdrängung und Umlagerung (Strasser) gewisser Partien der Intercellularsubstanz oder 3) es combiniren sich beide Vorgänge. Da nun für die Annahme einer Resorption von der Innenwand der Knorpelhöhle her — die Zelle würde dann sowohl Intercellularsubstanz bilden, als auflösen können —, so viel ich sehe, thatsächliche Belege nicht beigebracht werden können, so bleibt nur übrig, die Expansion (Dekhuyzen) des Hohlraumes von einer localen Verdrängung und Umlagerung der Intercellularsubstanz abzuleiten.

Für eine Expansion des Knorpels erklärte sich nach Untersuchungen am Froschknorpel schon vor etlichen Jahren Dekhuyzen[1]). Er führte diese Expansion zum Theil auf einen Druck seitens der Zellen (Spannung, Strasser), zum Theil auf ein interstitielles Wachsthum zurück. Für das zuerst auftretende Moment spreche die Neigung der „wahren Knorpelelemente", ihre Contouren abzurunden. Er beschreibt sodann die ausgewachsene Knorpelzelle des Frosches als umgeben von min-

---

Wien. Acad., Bd. 81, Abth. 3, p. 28 flgd.) ein. Nach ihm lässt sich dieser Vorgang mit Hülfe von Eosin und Hämatoxylin am Humeruskopf des Frosches, am Scleralknorpel dor Fische, von dem weiter unten die Rede sein wird, und an der Ossificationsgrenze menschlicher Skelettheile nachweisen.

1) Dekhuyzen, Het hyaline kraakbeen, zijn beteekenis en zijn groei, in Nederl. Tijdschr. v. Geneesk., 1889, 2de Deel. Vgl. auch Spina, Med. Jahrb., Wien 1886, p. 456.

destens fünf concentrischen Lagen, und zwar sind es folgende: 1) de jongste capsula, 2) de overgangslamel, 3) de binnenste Vogelpoel'sche capsula, 4) de tusschenlamel (Zwischenlamelle), 5) de buitenste Vogelpoel'sche capsula. Auch er sieht die Kapseln als sehr veränderlich an, denn sonst könnten sie dem Zellendruck[1]), der ihm als bewiesen gilt, nicht folgen (l. c. pag. 11).

Da wir nun in der geschichteten Knorpelkapsel des menschlichen Gewebes doch wohl nur eine Modification der Intercellularsubstanz zu sehen haben, so werden wir berechtigt sein, auf diese Gebilde und die zugehörigen Zellen dieselbe Betrachtungsweise auszudehnen. Auch hier, wo ja die Ablagerung von Ausscheidungsproducten (Kapsel, unter Umständen Sicheln oder Halbmonde) die Form unvollständiger oder geschlossener Kugelschalen annimmt, müssen wir eine Hand in Hand damit gehende Expansion der Hohlräume aufstellen.

Wir hätten also folgende durch chemische und physicalische Verschiedenheiten (Fürstenberg, M. Schultze) der primären, secundären und tertiären Ausscheidungsproducte der Knorpelzellen charakterisirte Wandlungen festzuhalten:

1. Es besteht eine völlig homogene Intercellularsubstanz, wie im embryonalen und jugendlichen Knorpel der Säugethiere und wohl der meisten Wirbelthiere überhaupt.

2. Die bisher homogene Intercellularsubstanz sondert sich in dickwandige, die Knorpelzelle oder Gruppen von solchen umschliessende homogene, nach aussen nicht scharf begrenzte Schalen, die aber durch gewisse Reagentien sich wieder in mehr oder minder ausgedehnte

1) Strasser macht (l. c., p. 269 flgd.) den Versuch, die concentrische Schichtung gewisser Knorpel in anderer Weise, als aus der Periodicität der ersten Ablagerung zu erklären. Die junge Knorpelalveole stellt eine Blase dar, deren Wand mehr oder weniger gespannt ist. Jede folgende Schicht umgebender Alveolen bildet mit ihren Wänden eine Hülse, welche der Ausdehnung des von ihnen umschlossenen Bezirkes Widerstand leistet. In den innersten Schichten ändert sich die Umlagerung der Theilchen am meisten. Die in der Knorpelgrundsubstanz durch äussere Kräfte herbeigeführten Spannungen gleichen sich allmählich durch chemische oder mechanische Structurveränderungen aus.

schalenförmige Segmente zweiter Ordnung zerklüften lassen. Die zwischen benachbarten Schalen eingekeilten Zwickel von Intercellularsubstanz haben bereits solche Veränderungen ihrer Textur erlitten, dass sie schon an frischen Schnitten erkennbar sind. Es ist dies eine Alterserscheinung der Intercellularsubstanz, denn sie vollzieht sich ohne erkennbare Mitwirkung der Zellen und betrifft gerade die von den Zellen entferntesten Partien.

Aber auch die Zelle kann altern, dann kommt es zu Modificationen der von ihr gebildeten Intercellularsubstanz in nächster Nähe der Zelle, zu Veränderungen, deren Genese sich hier direct beobachten lässt. Hierher gehört

3) die Ausbildung einer dünnwandigen, nach aussen scharf begrenzten Kapsel, die entweder als einfache Lamelle oder schon am frischen Material concentrisch geschichtet sich darstellt.

Den Schluss macht dann

4) das Auftreten der von mir beschriebenen, gleichfalls ohne Reagentien sichtbaren Halbmonde oder Sicheln. Die Neigung des Knorpelgewebes zu „Kataplasien" (d. h. zu regressiven Metamorphosen) und „senilen Degenerationen" wurde vor einiger Zeit schon von Dekhuyzen hervorgehoben. Er schreibt nach Untersuchungen am Femurkopf des Frosches den Knorpelzellen eine an ihrer Peripherie befindliche Mikrosomenschicht zu, die durch Quellung die Neumann'sche Pericellularsubstanz aus sich hervorgehen lässt. Seinen Erfahrungen schliesst sich also das von mir über die Halbmonde oder Sicheln Mitgetheilte ungezwungen an. Was mich bestimmte, den Gegenstand unter Vorführung neuen Materials nochmals zur Sprache zu bringen, war die Erkenntniss, dass die Sicheln, obwohl sie von der typischen Intercellularsubstanz verschieden sind, doch einen guten Einblick in die Entstehung derselben vermitteln, denn die Uebereinstimmung ihrer äusseren Form mit der durch eingreifende Reagentien (Fürstenberg, R. Heidenhain[1]) künstlich in halbmondförmige Segmente zerlegten Intercellularsubstanz ist eine frappante. Zur leichteren Vergleichung füge ich eine Nachbildung von Fig. 161 aus Frey's Handbuch der Histologie und

1) Leider war mir das Original dieser Arbeit nicht zugänglich.

Histochemie (4. Aufl.) hier bei (Fig. 6), welche das Aussehen des Schildknorpels des Schweins nach Behandlung mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure wiedergiebt.

Untergang von Zellen im Innern sog. permanenter Knorpeln[1]).

Es scheint, dass auch im sog. permanenten Knorpel der vollständige Untergang zelliger Elemente ein häufiges und stetiges Vorkommniss ist. Dabei ist aber der Modus, nach dem der Untergang der Knorpelzellen erfolgt, durchaus nicht immer derselbe. Gänzlich leere Knorpelhöhlen sah ich neben solchen, die lebenskräftige Zellen oder auch nur Zellenrudimente bargen, im Innern — ich hebe das aus nahe liegenden Gründen ausdrücklich hervor — durch die Trachealknorpel des Kalbes mit Zeiss, Apochromat 3. Fast jeder Schnitt durch den Rippenknorpel eines älteren Individuums zeigt uns ferner Knorpelhöhlen, die ganz oder fast ganz ohne geformten Inhalt nur von etwas Zellendetritus oder freien Fetttropfen gefüllt sind. Wahrscheinlich schwinden die Knorpelhöhlen nach ihrer völligen Verödung. Positive Angaben, die sich auf dieses Objekt bezögen, sind mir nicht bekannt.

Es ist auch nicht ganz leicht, auf Schnitten diesen Nachweis zu führen. Bei dünnen Schnitten lässt sich der Einwand, dass die betreffende Höhle vom Messer nur angeschnitten und die Zelle herausgerissen sei, nicht immer — auch bei vorheriger sorgfältiger Einbettung — mit voller Sicherheit entkräften und dicke Schnitte, die mir einer derartigen Frage gegenüber noch am meisten zu beweisen scheinen, gestatten wegen der mehrfachen Zellenlagen, die vom Auge zu durchdringen sind, häufig nur eine ungenügende Durchforschung. Schwinden die Knorpelhöhlen, — dass dies recht wohl möglich ist, halte ich für ausgemacht —, dann muss erst innerhalb der benachbarten Intercellularsubstanz eine Verschiebung vor sich gehen. Ich denke mir, dass dieselbe durch den reichlichen Wassergehalt des Knorpels

1) Den vollständigen Untergang der Zellen ossificirender Knorpel, den Stieda schon im Jahre 1872, wie mir scheint, überzeugend nachwies, berühre ich hier nicht.

(Chevreuil, Solger) wesentlich erleichtert wird. An einem andern Object lässt sich das Verschwinden von Zellen innerhalb der Intercellularsubstanz mit der grössten Leichtigkeit verfolgen, nämlich am Scleralknorpel des Stichlings (Gasterosteus aculeatus), und zwar schwindet hier entweder erst die Zelle und dann ihre leere Höhle, oder es verkümmern beide gleichzeitig streckenweise. Den Nachweis des Zellenschwundes führte wie an anderen Objecten (Schenkknorpel jugendlicher menschlicher Individuen, Humeruskopf des Frosches), so auch am Scleralknorpel der Fische Spina schon 1880 (Sitzb. Wien. Ac.), und zwar lässt er einen Theil der Knorpelzellen progressiv in die Intercellularsubstanz aufgehen. Ich konnte an dem von mir studirten Objecte lediglich nur den Untergang der Knorpelzellen feststellen.

Das Knorpelgewebe, welches an der Bildung der Sclera der Knochenfische sich betheiligt, ist, wie man seit Langem weiss, durch mehrfache Eigenthümlichkeiten ausgezeichnet. Zunächst durch recht mannigfache Zellformen, von denen ich in Fig. 7 einige besonders auffallende abgebildet habe. In den Rahmen unserer Erörterung gehört ferner das vielfach zu beobachtende Zusammengedrängtsein der Zellen auf eine mittlere Zone, so dass „zwei vollständig zellenlose Lagen oder Säume von Grundsubstanz“ [1]) entstehen, welche jenes zellenreiche Gebiet zwischen sich fassen. Auch an gewissen Theilen des Primordialcraniums des Hechtes traf ich solch einen „breiten Saum zellenfreier Grundsubstanz“, auf welche erst in der Tiefe das typische Knorpelgewebe folgte. Bei manchen Teleostiern begegnet man neben dem typischen, zellenhaltigen Knorpel auch einem hyalinen, homogenen Gewebe, das in seiner ganzen Dicke der Zellen entbehrt und das von gleichem Aussehen wie die Intercellularsubstanz des Knorpels ist und nur in Anilinfarben sich stärker als diese imbibirt (Langhans). In der Sclera von Gasterosteus aculeatus kommen, wie ich hinzufügen möchte, mitten in dem zellenhaltigen Gewebe kleine Inselchen solcher zellenloser Substanz vor. Für die Säugethiere liegt eine Angabe von

1) Th. Langhans, Untersuchungen über die Sclerotica der Fische. Z. f. w. Z., Bd. 15, p. 243 flgd.

Rheiner[1]) vor, nach welcher in der centralen Schicht der Kehlkopfknorpel zuweilen Stellen vorkommen, in denen die Zellen vollständig fehlen („zellenverarmt" nennt sie Rheiner) und zwar von einer Grösse, dass sie an ihrer Durchsichtigkeit schon mit freiem Auge wahrgenommen werden.

Die von mir an dieser Stelle mitzutheilenden Beobachtungen (vgl. hierzu die Figg. 7, 8 und 9) beziehen sich auf Gasterosteus aculeatus, ein Object, von dem auch Langhans einige spezielle Angaben mitgetheilt hat. Die betreffende Stelle, die ich zur Erleichterung einer etwaigen Nachuntersuchung wörtlich folgen lasse, lautet wie folgt: „Gasterosteus aculeatus (Hornhautdurchmesser 4,5 u. 4 mm). Fibröses Gewebe in geringer Ausdehnung. Knorpel 0,03 mm dick, nimmt nach hinten an Dicke etwas zu, mit einer oder zwei Reihen sehr dichter, mittelgrosser, vielgestalteter Zellen und sehr dichter Septa[2]); trägt an seiner Innenfläche in der Nähe des fibrösen Gewebes warzige, aus dichten Zellen und sparsamer Intercellularsubstanz bestehende Vorsprünge nach der Chorioidea hin (l. c. p. 268)." Weder hier noch in der Zusammenfassung seiner Untersuchungsergebnisse erwähnt Langhans etwas von Zellenrückbildung und Zellenschwund.

Eigene Untersuchungen (im Winter 1888/9 angestellt). Der Scleralknorpel von Gasterosteus aculeatus besteht nur aus einer einzigen Zellenlage, ist also bei Exemplaren von 5—6 cm Länge, die ich verwendete, dünn genug, um in toto gut ausgebreitet selbst mit stärkeren Systemen (Zeiss E) durchmustert zu werden. Man bedarf also hier nicht erst des Schnittes, um dünne Lamellen zu gewinnen. Ich schätze diesen Umstand natürlich nicht aus Bequemlichkeitsrücksichten so hoch, sondern aus dem oben schon angeführten Grunde, weil die Zerlegung in Schnitte (selbst an tadellos eingebetteten Objecten durchgeführt) doch immer den Einwand gestattet, es möchte durch den Zug des Messers an dem Objecte irgend eine Veränderung gesetzt sein. — Dass die Fischchen in der ersten Hälfte des Winters eingefangen und sofort der Untersuchung unterworfen wurden,

---

1) H. Rheiner, Beiträge zur Histologie des Kehlkopfs. Inaug.-Abhandlg., Würzburg 1852, p. 9.

2) Es sind dies fibröse Septa, welche die Intercellularsubstanz in verschiedener Richtung durchziehen.

scheint mir mit Rücksicht auf die zu schildernden regressiven Metamorphosen der Zellen doch erwähnenswerth. Die dem eben getödteten Thiere entnommene Sclera kam ganz frisch in kochsalzhaltige Methylgrünlösung von folgender Zusammensetzung: 1 %ige Methylgrünlösung (von Trommsdorf in Erfurt bezogen) 1 Theil, 0,75 %ige Kochsalzlösung 2 Theile. In dieser Mischung blieb das Object 10 Minuten liegen und wurde auch in derselben Flüssigkeit untersucht. Nach dieser Behandlung heben sich die lebenskräftigen Zellen mit dunkelgrüner Farbe von dem blassgrünen oder blassblauen Grunde der Intercellularsubstanz ab, während die in Zerklüftung und Auflösung begriffenen Zellen oder Zellkörperpartikelchen eine hellgrüne Farbe annehmen. Die eigenthümlich barocke Form der Knorpelzellen ist aus Fig. 7 unmittelbar ersichtlich. Weitaus die meisten der häufig recht wunderlich geformten Knorpelhöhlen wurden von ihren Zellen bis auf einen minimalen, zwischen der Peripherie des Zellkörpers und der Knorpelhöhle bestehenden oder sich bildenden Hohlraum fast vollkommen ausgefüllt. Vielleicht war dieser Hohlraum schon präformirt, aber wenn dies auch nicht der Fall war, so muss, wenn man erwägt, wie lebhaft die Knorpelzelle des Frosches z. B. auf Zusatz selbst von physiologischer Kochsalzlösung durch Schrumpfung reagirt, die Einwirkung der kochsalzhaltigen Farbstofflösung doch jedenfalls eine sehr schonende genannt werden.

Hie und da fanden sich jedoch Knorpelhöhlen, die nur zum Theil von protoplasmatischen Massen erfüllt waren; der übrige Theil des meist mit Ausläufern versehenen Hohlraumes war entweder gänzlich leer oder barg kleinere Partikelchen, die nur etwas heller gefärbt waren, als die Zelle selbst und die offenbar von derselben sich abgeschnürt hatten (Fig. 8). Solche Theilstückchen einer Zelle traf ich nun auch oft ausser allem Zusammenhang mit einer Knorpelzelle in der Nähe einer anscheinend völlig veränderten (Fig. 7) oder einer mehr weniger verkleinerten, ihren Hohlraum nur unvollkommen ausfüllenden Zelle. Endlich zeigten sich ganze Reihen solcher Partikelchen neben einander (Fig. 9), die gar nicht anders gedeutet werden können, als dass eine jener polymorphen zelligen Elemente eben in eine Reihe Stücke zerfallen, dass damit also einer jener kleinen Lebensheerde erloschen ist und dass die noch vorhandenen Zellentrümmer

demnächst an Ort und Stelle zu Grunde gehen werden. Die Contour der ehemaligen Zellenhöhle war dabei vielfach nicht mehr zu constatiren. Möglicherweise hatte das Protoplasma schon so eingreifende Veränderungen erlitten, dass es in Berührung mit der Farbstofflösung nicht mehr schrumpfte, wie das, wenn auch in geringerem Grade, bei der noch lebenskräftigen Zelle öfters zu beobachten war. Dennoch ist natürlich an der Existenz von grösseren oder kleineren Lücken in der Intercellularsubstanz, deren Grösse sich nach der betreffenden Zellscholle richtet, nicht zu zweifeln. Jedenfalls aber war der Hohlraum zwischen den Zelltrümmern geschwunden, denn hier hätte man ihn sonst sicher wahrnehmen müssen.

Hier gehen also zweifellos Knorpelzellen während des postembryonalen Wachsthums an Ort und Stelle zu Grunde, ohne an dem Aufbau der Intercellularsubstanz sich zu betheiligen. Wir dürfen daher auch den Versuch wagen, Strasser's Befund in diesem Sinne zu deuten. Statt an dem Aufbau der Intercellularsubstanz mitzuwirken, würden also auch im embryonalen Knorpel, aus Gründen, die uns nicht verständlich sind, zellige Elemente, kaum gebildet, zu Grunde gehen und zwar, ohne dass ihr Material an Ort und Stelle weitere Verwendung fände. Stände dieser Ausgang etwa allein da, hat er nirgends seines Gleichen? — Nun, die embryologische Forschung hat eine Fülle analoger Processe festgestellt. Ich erinnere nur — von der Rückbildung der rudimentären Organe ganz zu geschweigen — an die Ausstossung der Richtungskörperchen, an die von Rauber genauer beschriebene epitheliale Deckschicht, die in frühen Entwicklungsstadien des Kaninchens als äussere Lamelle des Ectoderms eine Zeit lang besteht (Rauber, Lieberkühn, A. v. Kölliker)[1]), an das während der ersten Hälfte des embryonalen Lebens nachweisbare Auftreten riesenhafter quergestreifter Muskelfasern, von denen es wenigstens sehr wahrscheinlich ist (Felix), dass sie dem Untergang verfallen. So früh beginnt also das partielle

1) Vergl. die kritische, die Angaben früherer Autoren berücksichtigende Darstellung von A. v. Kölliker, Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens, in Würzburg. Jubiläums-Schrift, 1882.

Sterben des Organismus, speciell des Säugethierorganismus, weit früher, als er überhaupt ein selbständiges Leben führt.

Schliesslich möchte ich noch auf das Knochengewebe hinweisen. Schon vor längerer Zeit machte Ranvier[1]) darauf aufmerksam, dass unter normalen Verhältnissen Knochenhöhlen nach Schwund der zugehörigen Knochenzellen und unter Annäherung ihrer Wandungen zu engen Spalten (confluents lacunaires) werden. Wahrscheinlich gehen sie schliesslich vollständig ein. Es ist dies eine Thatsache, die, wie Ranvier mit Recht hervorhebt, bei vergleichenden Messungen der Abstände, welche die Knochenkörperchen im Knochengewebe verschiedener Altersstufen inne halten, wohl zu berücksichtigen ist.

Greifswald, den 7. September 1893.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVIII.

Die Figuren 1—5 beziehen sich auf den Rippenknorpel eines erwachsenen Menschen. Behandlung des Materials mit Müller'scher Flüssigkeit, Schnitte in Wasser untersucht bei Leitz homogen. Imm., bezw. Zeiss, Apochromat 2 und unter geeigneter Verwendung der Irisblende (Fig. 1—4), oder Zeiss D (Fig. 5).

Fig. 6. Schildknorpel des Schweins, nach Behandlung mit chlorsaurem Kali und Salpetersäure. Nach Frey (Handbuch der Histologie und Histochemie des Menschen, 4. Aufl., Fig. 162).

Fig. 7—9. Knorpelzellen aus der Sclera von Gasterosteus aculeatus, nach Behandlung mit kochsalzhaltiger Methylgrünlösung.

1) Ranvier, Traité techn. d'hist., p. 306.

Aus dem II. anatomischen Institut zu Berlin.

Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo.

Experimentelle Studien am Frosch- und Tritonei.

Von

Oscar Hertwig.

Hierzu Tafel XXXIX—XLIV.

Ueber die Frage, in welcher Weise die ersten Theilstücke, die der Furchungsprocess des Eies liefert, zur Form- und Organbildung des Embryo beitragen, ist seit einigen Jahren ein lebhafter Streit entbrannt, der zur Entscheidung drängt. Denn die Frage, um die es sich hier handelt, ist dem Experiment zugänglich und darum wohl auch in dieser oder jener Richtung zu beantworten.

Zwei Ansichten stehen sich zur Zeit noch unvermittelt gegenüber. Die eine lässt sich kurzweg bezeichnen als die „Theorie der organbildenden Keimbezirke", die andere als die „Theorie der Entwicklung durch regulirende Wechselbeziehungen der Furchungszellen"; die eine ist, wenn wir alte historische Namen gebrauchen wollen, ihrem Wesen nach eine rein evolutionistische, die andere zum Theil mehr eine epigenetische Theorie, welche sich aber dabei mit einer tieferen Auffassung der Evolutionslehre wohl vereinbaren lässt.

Von His zuerst aufgestellt, hat das Princip der organbildenden Keimbezirke in etwas abgeänderter Form[1]) seinen beredtesten Anwalt in Roux (31—36) gefunden. Durch seine bekannten

1) Driesch nennt sie das Princip der organbildenden Kernbezirke.

Experimente am Froschei hat Roux dem Princip zuerst eine wissenschaftliche Grundlage zu geben versucht und hat durch seine verschiedenen Schriften einen grossen Theil, vorübergehend vielleicht sogar die Mehrzahl der Morphologen für seine Ideengänge gewonnen.

Wie sehr die durch das Princip der organbildenden Keimbezirke gekennzeichnete, evolutionistische Betrachtungsweise der Entwicklungsvorgänge um sich gegriffen hat, zeigt auf das schlagendste das jüngst erschienene Werk von Weismann (43): Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, und der Beifall, welchen diese und die vorausgegangenen Schriften des Freiburger Forschers in manchen Kreisen gefunden haben. Während Roux als Experimentator, hat Weismann als Theoretiker die moderne Form der Evolutionstheorie zu begründen versucht. Er selbst bezeichnet in seinem Buch, welches den Titel „das Keimplasma" führt, es geradezu als das Endergebniss seiner neu gewonnenen Einsicht „dass es eine epigenetische Entwickelung überhaupt nicht geben kann". „Im ersten Capitel meines Buches", heisst es daselbst weiter, „wird man einen förmlichen Beweis für die Wirklichkeit der Evolution finden und zwar einen so einfachen und nahe liegenden, dass ich heute kaum begreife, wie ich so lange an ihm vorübergehen konnte."

Ich war früher und bin ebenso auch jetzt ein entschiedener Gegner dieser ganzen Gedankenrichtung. Wie ich schon im Jahre 1884 in meiner Abhandlung „eine Theorie der Vererbung", gegen das His'sche Princip der organbildenden Keimbezirke entschieden Stellung genommen habe, hauptsächlich gestützt auf die Rolle der Kerne beim Befruchtungsprocess und auf die von Pflüger entdeckte Isotropie des Eies, so bin ich auch den Experimenten von Roux mit Skepsis entgegengetreten und habe ihnen gegenüber schon zu wiederholten Malen abweichende theoretische Gesichtspunkte zur Geltung zu bringen gesucht (19—23), so in meinen Abhandlungen: „Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen" (1890); und „Urmund und Spina bifida" 1892, so ferner in meinem Vortrag „Aeltere und neuere Entwicklungstheorien" 1892 und zuletzt in meinem Lehrbuch „die Zelle".

Meinen Darlegungen hält Roux (36) in seiner letzten Schrift

„über Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen" entgegen, dass ich gegen seine durch Experiment gewonnenen Thatsachen nur theoretische Betrachtungen, aber keine Thatsachen in's Feld geführt habe. Dieser Vorwurf dürfte wohl insofern kein zutreffender sein, als ich schon damals in der Lage war, mich gleichfalls auf Thatsachen zu stützen, auf anormal gefurchte Froscheier, die zu normalen Embryonen sich entwickelten, auf Experimente an Tritoneiern und nicht zum wenigsten auf die Experimente von Chabry (7) und Driesch (9, 10). Im Uebrigen bin ich inzwischen noch mehr bemüht gewesen, den strittigen Fragen auch durch das Experiment näher zu treten und da das Froschei durch Roux in den Vordergrund der Discussion gestellt worden ist, so habe ich meine Fragen an das gleiche Object gerichtet und durch Experimente eine Antwort zu erhalten versucht.

Schon im Jahre 1892 hatte ich die Versuche von Roux, durch Anstechen einer der ersten Furchungszellen von Rana fusca Theilbildungen zu erzeugen, wiederholt. Das Verfahren selbst macht keine Schwierigkeiten. Aber der Erfolg des Experimentes ist doch so, dass man auch bei keinem Ei nach der Operation bestimmt voraussagen kann, was aus ihm werden wird. Die ganze Art des Experiments, die ich auch in diesem Frühjahr mehrmals wiederholt habe, hat mich, obwohl ich ein reichliches, im dritten Capitel zusammengestelltes Beobachtungsmaterial erhielt, nicht ganz befriedigt. Ich versuchte noch durch Aussaugen mit einem feinen Capillarröhrchen eine Furchungszelle ganz zu entfernen, wie es auch schon Roux versucht hat, aber ohne befriedigenden Erfolg.

Darauf bemühte ich mich bei Tritoneiern die beiden ersten Theilhälften wo möglich ganz von einander zu trennen, indem ich die Schlinge eines Coconfadens der Theilebene entsprechend um das Ei herumlegte und dieselbe langsam zuzog. Es erwies sich aber als unmöglich, auf diese Weise eine vollständige Durchtrennung herbeizuführen und so, wie es beabsichtigt war, zwei Theilbildungen zu erzeugen; dagegen liessen sich die beiden ersten Furchungskugeln so weit von einander theilweise abdrängen, dass das ganze Ei die Form einer Sanduhr annahm. Es entwickelten sich etwas sonderbar geformte, aber sonst normal

organisirte Embryonen, deren Medianebene des Körpers stets senkrecht zur ersten Theilungsebene stand.

In diesem Frühjahr schlug ich nun noch zwei weitere Wege beim Experimentiren ein.

Auf dem einen Weg bin ich dem Vorbild von Driesch (11—13) gefolgt, der in sinnreicher Weise durch Compression der Echinodermeneier die Richtung und Aufeinanderfolge der Theilebene und die Anordnung der Embryonalzellen abänderte und zu wichtigen Folgerungen aus den so festgestellten Thatsachen gelangt ist. Diese Methode auf das Froschei anzuwenden, schien mir besonders dankenswerth, einmal weil das Object der Ausgangspunkt für die Roux'schen Theorien ist, zweitens aber auch insbesondere noch desswegen, weil das Froschei zu den polar differenzirten Eiern gehört. Die Eikugel besteht hier nicht aus einer gleichförmigen Substanz, wie es bei den kleineren Eizellen der Echinodermen, wenigstens anscheinend für unsere gröberen Erkenntnissmittel, der Fall ist, sondern ist aus verschiedenen Substanzen zusammengesetzt, die nach den entgegengesetzten Polen der Kugel in ungleicher Weise gesondert sind und von denen sich die eine durch ein geringeres specifisches Gewicht vor der anderen auszeichnet. Da der Unterschied an der Eizelle auch äusserlich in Folge der ungleichen Pigmentvertheilung zu erkennen ist, kann der Experimentator in genau bestimmten Richtungen die Eizelle zusammenpressen und die äussere Form und die Vertheilung der beiden verschiedenen Substanzen beeinflussen. Die Methode hat mich zu sehr befriedigenden und sicheren Ergebnissen geführt, die mir gegen die Roux-Weismann'schen Hypothesen schwer in's Gewicht zu fallen scheinen.

Die zweite Methode endlich bestand darin, dass ich mittelst des galvanischen Stromes eine oder zwei Zellen auf den ersten Furchungsstadien abtödtete.

Was auf den 4 verschiedenen Wegen von mir beobachtet wurde, soll erst in objectiver Weise mitgetheilt und erklärt und dann zur Kritik der Roux-Weismann'schen Evolutionslehre benutzt werden.

Anmerkung. Ueber einen Theil der in dieser Abhandlung mitgetheilten Experimente, nämlich über die Druckversuche am Froschei, habe ich (22) schon in den Sitzungsberichten der Königl. Preussischen

Akademie der Wissenschaften vom 18. Mai einen kurzen Bericht erstattet. Derselbe hat 2 weitere Veröffentlichungen im anatomischen Anzeiger nach sich gezogen:

1. Born (5), Ueber Druckversuche an Froscheiern.
2. Roux, Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo (39).

Die von Born gleichzeitig und unabhängig von mir im Frühjahr 1893 an den Eiern von Rana fusca angestellten Experimente stimmen in ihren Ergebnissen im Wesentlichen mit den meinigen überein. Auch sucht er die Abweichungen vom normalen Furchungsschema in derselben Weise, wie es von mir geschehen ist, zu erklären. Zu der Frage nach dem Werthe der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo nimmt Born keine feste Stellung ein.

Roux theilt mit, dass er schon seit mehreren Jahren Druckversuche an Froscheiern gemacht und eine Veröffentlichung bisher unterlassen habe, aber jetzt demnächst bewerkstelligen werde.

Da der Text der ersten Abschnitte meiner Abhandlung zur Zeit, als mir die Mittheilungen von Born und Roux zugingen, fertig gestellt war, konnte auf Einzelheiten derselben nicht mehr eingegangen, sondern müssen die betreffenden, kurzen Mittheilungen direkt eingesehen und verglichen werden.

Erster Abschnitt.

Abänderung der Richtung der Furchungsebene durch Veränderung der kugligen Form des Eies.

1. Pressung des befruchteten Froscheies zwischen 2 parallelen Objectträgern.

Pflüger (28) ist wohl der erste gewesen, welcher befruchtete Eier vom Bombinator igneus zwischen 2 verticalen, parallelen Glasplatten zu einer Scheibe abgeplattet und dadurch die Richtung der Theilungsebenen experimentell beeinflusst hat. Er verfuhr in der Weise, dass er zwei Objectträger zusammenlegte und sie durch 2 über die beiden Enden geschobene Gummiringe gegeneinander fixirte. Dann schnitt er zwei gleich grosse Kork-

theile und schob sie von einer Seite her zwischen die Platten, so dass ein conischer Raum hergestellt wurde. In diesen brachte er dann aus der Gebärmutter eines trächtigen Weibchens entnommene Eier mit einer trockenen Haarnadel hinein, bis sie beide Glasplatten berührten. Als dann zu den Eiern ein Tropfen besaamten Wassers zugesetzt wurde, quollen die Gallerthüllen mächtig auf und übten auf den von ihnen eingeschlossenen Inhalt meist eine beträchtliche Zusammenpressung aus. Als sich später die Eier furchten, stellte Pflüger fest, dass die erste Theilwand fast stets eine verticale ist und senkrecht auf die drückenden Platten zu stehen kommt und dass auch die beiden folgenden Theilebenen in ähnlicher Weise zur Druckrichtung orientirt sind. Der Experimentator kann daher, wie Pflüger sich ausdrückt, die Eizellen zwingen, sich zu theilen, wie er es wünscht. Pflüger schliesst aus seinen Versuchen, dass durch den Druck die Lage der Theilebenen desswegen beeinflusst wird, weil die Kernspindel sich mit ihren Enden in der Richtung des geringsten Widerstandes einzustellen sucht.

In jüngster Zeit hat Driesch (11, 13) dasselbe Verfahren auch für Seeigeleier angewandt. Er legte eine mittelstarke Borste quer auf den Objectträger, dem einen Ende des letzteren genähert, brachte einen Haufen Eier mit nicht zu wenig und nicht zu viel Seewasser etwa in die Mitte desselben und legte ein Deckglas auf Eier und Borste. Während in der Nachbarschaft der letzteren die Eier gar nicht beeinflusst sind, werden sie weiter ab immer mehr zusammengepresst und schliesslich nach dem Rand des Deckglases zu so stark, dass sie platzen und zerfliessen. Driesch konnte jetzt beobachten, namentlich an Eiern, bei denen er durch einen Kunstgriff die Membran entfernt hatte, dass bis zur Theilung in 16 Zellen alle Kernspindeln horizontal und parallel zur drückenden Platte entstehen, und dass daher völlig abweichend vom normalen Verlauf alle Theilebenen verticale sind. In Folge dessen sind alle 16 Zellen zu einer einschichtigen Platte angeordnet, die aus einem äusseren und einem innern Kranz von je acht Zellen besteht. Im Vergleich zur Normalentwicklung sind alle Zellen verlagert der Art, dass dasjenige was unten hingehört, seitlich liegt, sowie ferner, dass das, was zusammengehört, getrennt liegt. Da sich trotzdem normale Plutei auch

aus solchen Eiern zu entwickeln vermögen, hält Driesch für die Echiniden wenigstens die Lehre von der specifischen Bedeutung der einzelnen Furchungszellen oder anders gesagt, das His'sche Princip der Keimbezirke für definitiv widerlegt.

Indem ich im Hinblick auf die strittigen Tagesfragen die Druckversuche am Froschei wieder von Neuem vornahm, wandte ich ein verbessertes Verfahren an, das mir sehr gleichmässige Ergebnisse lieferte und die Lebensfähigkeit der Eier gar nicht schädigte. Während nach den Angaben von Pflüger die gepressten Eier von Bombinator sich wenig oder gar nicht über die zwei ersten Furchungen hinaus entwickelten und abstarben, gediehen in meinen Experimenten von mehreren hundert Eiern alle ebenso gut wie normale und wurden bis zur Entstehung des Nervenrohrs verfolgt, wenn sie nicht schon auf einem früheren Stadium behufs genauerer Untersuchung in Chromsäure eingelegt worden waren. Es gilt dies in gleicher Weise für Rana fusca wie für Rana viridis.

Ich verfuhr bei meinen Versuchen in folgender Weise: Nachdem die Froscheier in gewöhnlicher Weise in einem Schälchen befruchtet worden waren, brachte ich sie nach Ablauf einer bis anderthalb Stunden, 8—10 an der Zahl, einzeln in kleinen Abständen auf einen Objectträger, an dessen vier Ecken Glasstückchen von bestimmter Dicke festgekittet waren. Die dicke, von Wasser durchtränkte Gallerte, von welcher jedes Ei von Rana fusca umhüllt ist, wurde mit einer feinen Scheere nach verschiedenen Richtungen eingeschnitten und zum kleineren Theil entfernt. Bei Rana viridis ist die Gallerte geringer und flüssiger. Hier wurde nur die oberflächlichste Schicht abgetragen. Mit ihrer Gallerte klebten die einzelnen Eier auf dem Objectträger ziemlich fest an. Dann wurde eine viertel Stunde gewartet, bis alle auf den Objectträger gebrachten Eier sich der Schwere nach so gedreht hatten, dass die Eiaxe vertical stand, die pigmentirte Hälfte also nach oben sah. Hierauf wurde ein zweiter Objectträger vorsichtig auf den ersten aufgedeckt, bis er den an den Ecken angebrachten Glasplättchen fest auflag. Mit zwei Gummiringen wurde er vorsichtig in dieser Lage befestigt. Ausserdem wurden noch die vier Ecken des Objectträgerpaares, um jede Verschiebung unmöglich zu machen, mit warmem Wachs verkittet. Die

Eier befanden sich so in einem Spalt, dessen Durchmesser kleiner gewählt wurde, als ihr eigener Durchmesser war. Die Kugel wurde daher zwischen dem Objectträgerpaar zu einer Scheibe abgeplattet, die bald dünner, bald dicker war je nach der Dicke der in den Spalt dazwischen geschobenen Glasstückchen. Bei einiger Geschicklichkeit kann man die Eier sehr erheblich abplatten, ohne ihrer Entwicklungsfähigkeit irgend einen Schaden zuzufügen. Bei zu grosser Pressung platzt schliesslich die Eirinde, was dann ein Absterben zur Folge hat.

Die Pressung zwischen zwei parallelen Objectträgern lässt drei Variationen zu, je nachdem man sie horizontal, vertical oder geneigt aufstellt. Im ersten Fall werden die Eier von oben nach unten comprimirt, im zweiten Fall seitlich, im dritten Fall in schräger Richtung. Je nachdem fällt natürlich die Vertheilung der zwei verschieden schweren Substanzen, von denen schon oben gesprochen wurde, im Ei-Inhalt sehr verschieden aus.

a) Pressung des Eies zwischen parallelen, horizontal gelagerten Objectträgern.

Die Eier wurden mit dem weissen Pol nach unten auf den Objectträger gebracht, dann wurde noch einige Zeit gewartet, bis die Orientirung nach der Schwere vollständig eingetreten war, worauf die Pressung durch Auflegen des zweiten Objectträgers in der früher beschriebenen Weise ausgeführt wurde. Die Eikugel wurde dadurch in der Richtung der Eiaxe zu einer dicken Scheibe abgeplattet und zwar in einem solchen Verhältniss, dass die Eiaxe um den vierten bis dritten Theil kürzer war als der Querdurchmesser der Scheibe (siehe Taf. XXXX, Fig. 9). Diese setzt sich wieder zusammen aus einer nach oben gekehrten, leichtern und einer darunter gelegenen und etwas dickeren, schwereren Schicht.

Die erste Theilung beginnt je nach der Temperatur des Zimmers nach drei bis drei und einer halben Stunde nach Vornahme der Befruchtung und stimmt ebenso wie die zweite Theilung, die $^3/_4$ Stunden später einsetzt, in ihrem Verlauf mit dem normalen Furchungsschema überein. Die beiden ersten Theilebenen sind also verticale, schneiden sich unter rechtem Winkel

und zerlegen die Scheibe in 4 Quadranten. Die Furchen beginnen am animalen Pol und schneiden sehr langsam nach dem vegetativen Pol durch, so dass die zweite Theilung in der Regel schon beginnt, ehe die erste vollendet ist.

Erst bei der dritten Theilung beginnt sich der Einfluss der durch den Druck veränderten Form des Eies auf die Richtung der Theilebenen bemerkbar zu machen. Niemals habe ich die dritte Theilebene in horizontaler Richtung, wie es dem Furchungsschema nach der Fall sein müsste, das Ei zerlegen sehen, vielmehr war die Richtung auch jetzt wieder eine vorwiegend verticale. Ich sage vorwiegend. Denn absolut lothrecht wie die beiden ersten stehen die an dritter Stelle sich bildenden Ebenen bei dem angewandten Druck gleichfalls nie, sondern zeigen stets eine bald mehr, bald weniger ausgeprägte Ablenkung oder Schrägstellung in der Richtung nach der erst entstandenen Theilebene zu. So kommt es, dass am animalen Pol die dritte Furche unter einem wenig spitzen Winkel an der zweitgebildeten Furche (II-II) ansetzt (Taf. XXXIX, Fig. 1 u. 4). Dann aber, während sie nach dem vegetativen Pol zu vorrückt (Fig. 2), sich allmählich der ersten Theilebene (I-I) nähert und an ihr endet (Fig. 3 u. 5).

Wenn auch vielfache Modificationen in der Form und Grösse der Zellen in jedem einzelnen Fall vorkommen, so bietet sich uns doch im Allgemeinen ein sehr characteristisches Furchungsbild dar. Die Scheibe zeigt vom animalen Pole aus betrachtet eine ausgesprochene bilaterale Symmetrie, indem die acht in einer Ebene neben einander gelegenen Segmente (Taf. XXXIX, Fig. 1 u. 4) durch die zweite Theilebene (II-II) in 2 entsprechende Gruppen getheilt sind. Von den acht Segmenten zeigen die mit den Buchstaben 1—4 bezeichneten eine annähernd oblonge Form und sind allein um den animalen Pol herum angeordnet. Verfolgen wir sie nach der entgegengesetzten Seite, indem wir das Ei umkehren (Fig. 3 u. 5), so erreichen sie hier meist nicht den vegetativen Pol (Nr. 1—4), sondern hören in einiger Entfernung von demselben keilförmig zugespitzt auf, da ihre seitliche Begrenzungsfläche sich unter spitzem Winkel an die erste Theilebene (I-I) ansetzt. Das genau entgegengesetzte Verhalten bieten die 4 anderen Segmente dar. Von oben betrachtet (Fig. 1 u. 4,

Zelle 5, 6, 7, 8) liegen sie zu je zwei an den Enden der zweiten Hauptaxe (II-II) getrennt von einander durch die Gruppe der 4 mittleren Zellen und zeigen hier eine Keilform. Nach dem vegetativen Pol zu verfolgt (Taf. XXXIX, Fig. 3 u. 5, Zelle 5—8) nehmen sie an Grösse zu und treffen am Pole selbst nun ihrerseits zusammen. Von den 8 Zellen besitzen demnach 4 eine grössere Masse nach dem animalen, die anderen vier nach dem vegetativen Pol zu, die ersteren sind protoplasmareicher, die letzteren dotterreicher; die ersteren würden daher im Ganzen mehr den 4 animalen Zellen, die letzteren den vegetativen Zellen entsprechen, wie sie beim normalen Verlauf durch die dritte Aequatorialfurchung von einander abgegrenzt werden.

Wenn man sich jetzt noch die Frage vorlegt, wie beim dritten Furchungsstadium wohl die Spindel sich stellen muss, so lässt sich ihre Lage aus der Richtung der Theilungsebene construiren. Es wird die Längsaxe der Spindel tangential zum Scheibenrand liegen müssen; dabei kann sie aber nicht mit der Horizontalebene zusammenfallen, sondern muss etwas schräg geneigt sein. Ihr eines Ende muss mehr dem animalen Pol und der ersten Theilungsebene zugewandt, ihr anderes von letzterer abgewandt und dem vegetativen Pol mehr genähert sein.

Wenn man bei einer Reihe von Eiern sich die in der Richtung der Eiaxe vorgenommene Pressung allmählich geringer werden und schliesslich ganz aufgehoben denkt, so wird man bei einigem Nachdenken einsehen, dass sich das abnorme Furchungsschema mit dem normalen durch eine continuirliche Reihe von Uebergangsformen wird verbinden lassen müssen. Die geringe Schrägstellung der Spindel wird allmählich in eine mehr verticale Stellung übergehen, und die im oben beschriebenen Versuch ziemlich vertical stehende dritte Theilungsebene (an der aber stets doch eine geringe Neigung festzustellen ist), wird zu einer horizontalen werden.

Von Interesse ist, dass das durch Experiment hervorgerufene Furchungsschema des Froscheies eine auffallende Aehnlichkeit mit dem normalen Furchungsbild besitzt, wie es die Keimscheibe meroblastischer Eier nach der dritten Furchung darbietet. Die Uebereinstimmung wird offenbarer Weise dadurch hervorgerufen, dass in beiden Fällen die sich theilende Substanz die Form

einer Scheibe hat. Auch die unter Druck sich furchenden Eier der Echinodermen zeigen nach der Darstellung von Driesch eine ähnliche Anordnung der acht Zellen.

b) Pressung der Eier zwischen parallelen, vertical aufgestellten Objectträgern.

Die Eier wurden mit ihrer Gallerte auf horizontal gelegte Objectträger festgeklebt. Dann wurden diese vertical gestellt und erst nachdem in allen Fällen der schwarze Pol nach oben, der vegetative Pol nach abwärts gekehrt war, wurde die Pressung mit der zweiten Glasplatte ausgeführt. Das Ei nimmt auch unter diesen Bedingungen selbstverständlicher Weise Scheibenform an (Taf. XL, Fig. 1 u. 2), unterscheidet sich aber in der Anordnung seiner Theile sehr wesentlich von der im ersten Versuch erhaltenen Scheibe (Taf. XL, Fig. 9). Während bei diesem das Ei in der Richtung der Eiaxe comprimirt wurde, erfolgt hier die Pressung senkrecht auf dieselbe. Leichtere und schwerere Substanz sind in beiden Fällen verschieden vertheilt. Im ersten Fall ist die leichtere Substanz als dünne Schicht an der nach oben gekehrten Fläche der Scheibe ausgebreitet, im zweiten Fall ist sie an dem nach oben gekehrten animalen Scheibenrand dichter zusammengedrängt.

In weitaus den meisten Fällen ist die erste Theilebene eine genau verticale. An mehreren vertical gestellten Objectträgern konnte ich wahrnehmen, wie gleichzeitig an allen acht Eiern auf dem höchsten Punkte des animalen Scheibenrandes eine Einschnürung auftrat und wie dieselbe von hier in lothrechter Richtung sich langsam nach dem vegetativen Rande zu fortsetzte, bis die Zerlegung der Eisubstanz in 2 Hälften beendet war. Es gewährt einen eigenen Anblick zu sehen, wie bei allen Eiern unter dieser Bedingung die Scheidewand sich genau in derselben Richtung senkrecht auf die pressende Fläche und lothrecht ausbildet, während sich bei normalen Eiern von Rana fusca niemals im Voraus bestimmen lässt, in welcher Richtung die erste verticale Furche auftreten wird.

Nach dem gewöhnlichen Schema sollte nun, wie es auch bei Pressung zwischen horizontalen Platten geschieht, die zweite Theilebene wieder eine verticale sein und die erste unter rechtem

Winkel schneiden. Niemals sah ich etwas derartiges eintreten, stets kam die zweite Theilebene in horizontaler oder schräg geneigter Richtung zu liegen, so dass die Theilungsrichtung, die im normalen Verlauf erst im dritten Furchungsstadium vorkommt, hier schon im zweiten Stadium gewissermaassen vorweg genommen wird (Taf. XXXIX, Fig. 23). Wir erhalten daher schon jetzt zwei animale und zwei vegetative Zellen. Die ersteren sind oft von sehr geringer Grösse, da die horizontalen Theilungsebenen dem animalen Pole noch mehr als im normalen Verlauf genähert sind (Taf. XL, Fig. 1). Der Unterschied im Protoplasmareichthum der 4 Zellen ist daher auch ein noch bedeutenderer und so erklärt es sich, dass bald am animalen Scheibenrand eine grössere Anzahl kleiner Zellen entstanden ist, während unter ihnen noch die beiden erst gebildeten, grossen Dotterzellen ungetheilt liegen oder nur die Anfänge weiterer Zerlegung zeigen (Taf. XXXIX, Fig. 24, 25, 29, 30).

Die Theilung der animalen Zellen aber schreitet in folgender Weise weiter vor sich: Jede derselben zerfällt durch eine verticale Theilebene, welche zur ersten parallel gerichtet ist, in zwei Tochterzellen (Taf. XXXIX, Fig. 24, 25). Erst diese werden dann auf dem vierten Theilstadium durch eine der pressenden Glasplatte parallele Ebene, welche dem normalen Verlauf nach die zweite hätte sein sollen, weiter zerlegt (Taf. XL, Fig. 2). Auch die grossen vegetativen Zellen vervielfältigen sich durch Theilebenen, die auf die pressende Platte senkrecht gestellt sind, in unregelmässig geformte Stücke (Taf. XXXIX, Fig. 25). So kommt es, dass selbst auf dem Stadium der 8., 12. oder 16. Theilung eine durchgehende, der pressenden Platte parallele Ebene, welche der zweiten Theilebene vergleichbar wäre, noch fehlt (Taf. XL, Fig. 2), und dass auch später sich dieselbe nur stückweise ausbildet, früher am animalen, beträchtlich später am vegetativen Scheibentheil.

Bei einigen Eiern beobachtet man Ausnahmen von dem eben dargestellten Furchungsverlauf, welche wahrscheinlich dadurch bedingt sind, dass die Anordnung der leichteren und der schwereren Substanzen noch nicht beim Beginn der Zweitheilung zu einem festen Gleichgewichtszustand geführt hatte. Zuweilen bot sich der in den Figuren 26—28 (Taf. XXXIX) dargestellte

Befund dar. Die erste Furche begann am animalen Rand, schnitt dann aber nicht in verticaler Richtung nach unten, sondern in schräger Richtung nach einer Seite die Dottersubstanz durch, welche dadurch in zwei Stücke A und B von ungleicher Grösse, wie manche Molluskeneier zerlegt wurde. Die zweite Furche (Fig. 26—28) entstand hierauf auch wieder senkrecht auf die pressende Platte und so, dass sie nahe dem animalen Pol die erste Furche unter rechtem Winkel schnitt. Dadurch wird vom kleineren Stück A eine ganz kleine, den animalen Pol einnehmende Zelle a abgetheilt und das Stück B in ein grosses, die Hauptmasse des Dotters einnehmendes Segment und in eine kleinere Zelle (b) getrennt. Man erhält so das characteristische Furchungsbild der Figur 28.

Von demselben lässt sich leicht das Achttheilungsstadium herleiten, das nach einem in Chromsäure conservirten Ei in Figur 29 und 30 abgebildet ist. Von den 4 Theilstücken A — a — B — b der Figur 28 ist a durch eine mit der Glasplatte parallele Ebene in die 2 kleinen Zellen a^1 und a^2 zerlegt. Von A, B und b ist durch eine mehr oder minder aequatoriale Theilebene ein oberes kleineres Segment A^1, B^1, b^1 abgetrennt. Nach dem animalen Pol zu befinden sich demnach jetzt 5 kleine Zellen, nach dem vegetativen Pol zu drei grosse Dotterstücke.

c) Pressung der Eier zwischen parallelen, unter einem Winkel von 45° aufgestellten Objectträgern.

Die Versuche wurden in der Absicht unternommen, zu prüfen, ob bei dieser Anordnung sich die Lage des Urmunds bei seiner Entstehung beeinflussen lasse. Leider wurde hierbei ein genaues Studium des Furchungsprocesses verabsäumt, da gleichzeitig noch andere Versuche im Gang waren, die controlirt werden mussten. Aus einigen Zeichnungen indessen, die mit dem Zeichenprisma von der ersten und zweiten Theilung entworfen wurden, entnehme ich Folgendes: In der Anordnung der verschiedenen Substanzen bildet sich bei schräger Aufstellung der Platten ein Zustand aus, welcher die Mitte hält zwischen der Anordnung, die bei horizontaler und verticaler Plattenstellung beobachtet wird (Taf. XXXIX, Fig. 10). Die protoplasmareichere, pigmentirte Sub-

stanz nimmt zwar wie bei horizontaler Stellung die obere Seite der Scheibe ein, ist aber hier in ungleicher Weise so vertheilt, dass sie besonders den höher stehenden Scheibenrand bildet, und von hier in entgegengesetzter Richtung in eine immer dünner werdende Schicht ausläuft; die dotterreichere Substanz dagegen liegt an der unteren Seite nach dem tiefer gelegenen Scheibenrand zusammengedrängt. Von unten betrachtet (Fig. 10) zeigt dann die Eischeibe das pigmentfreie Dotterfeld nicht wie bei horizontaler Aufstellung genau in ihrer Mitte gelagert, sondern nach dem untern Rand zu verschoben, wo es etwa die Form eines dreiviertel Mondes hat. Bei dieser Anordnung hat demnach die Scheibe eine ausgeprägte bilaterale Symmetrie erhalten; sie ist in zwei gleichwerthige Hälften nur durch eine Ebene theilbar, welche den höher und den tiefer gelegenen Scheibenrand in ihrer Mitte schneidet.

Nach meinen Zeichenskizzen wird nun durch die erste Theilung (Taf. XXXIX, Fig. 10) die Scheibe in zwei ungleich grosse Stücke zerlegt und zwar durch eine Theilebene, welche die Symmetrieebene unter einem annähernd rechten Winkel schneidet. Das kleinere, höher gelegene Stück enthält mehr die pigmentirte, protoplasmareichere, das grössere, tiefer gelegene Stück dagegen mehr die dotterreichere Substanz mit dem ganzen Dotterfeld. Es ist eine Art der Furchung, wie sie bei manchen Thieren mit ovalen, polar differenzirten Eiern (Würmern, Mollusken), hier und da als Norm beobachtet wird.

Die zweite Theilebene schneidet darauf die erste unter rechtem Winkel, so dass das grössere und das kleinere Theilstück genau halbirt wird.

Es wäre von einigem Interesse noch zu prüfen, ob durch den Grad der Neigung der Platten die ungleiche Grösse der beiden ersten Theilstücke beeinflusst werden kann. — Leider erinnere ich mich nicht und habe mir auch keine Aufzeichnung darüber gemacht, in wie weit der oben beschriebene Theilungsmodus unter den angegebenen Versuchsbedingungen mit Constanz auftritt.

2. Veränderung der Form des Eies durch Einführen in ein enges Glasrohr.

Schon Roux hat zur Vornahme electrischer Versuche Froscheier in enge Glasröhrchen aspirirt und gefunden, dass bei der Mehrzahl sich die erste Theilebene quer zu der Axe der Röhre ausbildete, trotzdem sie eine sehr verschiedene Gestalt besassen. Denn ein grosser Theil der Eier war kugelig geblieben, ein anderer Theil war in der Richtung der Röhre verlängert, manchmal bis über das Doppelte des Querdurchmessers; andere waren in der Richtung der Röhre linsenförmig abgeplattet, wieder andere hatten Kegelgestalt angenommen.

Roux scheint die Eier in der Gallerte gelassen und Röhrchen gewählt zu haben, deren Querdurchmesser grösser als der Durchmesser der Dotterkugel war. Die unregelmässigen und verschiedenen Formen, welche bei seinen Versuchen die Eier erhielten, erkläre ich mir aus der Pressung und Zerrung, welche durch die dicke, in die Glasröhre mit aspirirte, allmählich stärker quellende Gallerte auf den Dotter ausgeübt werden muss.

Um diesen Factor auszuscheiden, habe ich noch mehr als in den früheren Versuchen die oberflächliche Gallerte ganz entfernt, ehe ich 1 bis 1 $^1/_2$ Stunden nach Vornahme der Befruchtung den Versuch begann. Der Rest der Gallerte, welcher der Dotterhaut noch aufsitzt, wurde an verschiedenen Stellen mit der Scheere angeschnitten. Dann wurde ein einzelnes Ei in ein enges Glasröhrchen vorsichtig und langsam eingesaugt, indem das eine Ende desselben dem Ei genähert, während an dem anderen Ende mit dem Munde aspirirt wurde. Bei dem Einsaugen schlüpft das Ei aus der noch anhängenden Gallerte zum Theil heraus und schmiegt sich mit seiner Dotterhaut der Glaswand dicht an. Der Rest der Gallerte wird zuletzt noch mit in die Röhre hineingesaugt, da sie gut die Feuchtigkeit hält und so das Ei vor Austrocknung schützt.

Der Dotter nimmt, in die Röhre eingezwängt, die Figur eines kurzen Cylinders oder einer Tonne mit mässig vorgewölbten Grundflächen an (Taf. XXXIX, Fig. 11—14, 37, 38). Die Cylinderaxe übertrifft an Länge zuweilen nur um ein geringes den senkrecht auf ihr stehenden Querdurchmesser.

Der Versuch lässt zwei Variationen zu, je nachdem die

Röhrchen in horizontaler oder verticaler Richtung aufgestellt werden. Im ersteren Falle sucht sich die leichtere Substanz an der nach oben gekehrten Fläche des Cylindermantels, im letzteren Falle an der nach unten gekehrten, etwas convexen Endfläche des Cylinders anzusammeln. Auf diesen Umstand wurde bei meinen Versuchen auch gleich von vornherein Rücksicht genommen, indem je nach der beabsichtigten verticalen oder horizontalen Aufstellung der Röhrchen die Eier entweder vom animalen Pole oder von ihrer Seitenfläche aus in die Röhrchen eingesaugt wurden.

a) Horizontale Aufstellung der Röhrchen.

Bei den in grösserer Zahl vorgenommenen Versuchen fiel sofort auf, dass bei horizontaler Aufstellung die erste Theilebene eine verticale war und die Axe des Röhrchens unter rechtem Winkel schnitt. Niemals habe ich hierbei eine Ausnahme beobachtet (Taf. XXXIX, Fig. 11). Die zweite Furche halbirte dann wieder wie im normalen Furchungsschema unter rechtem Winkel die erste (Fig. 12). Das dritte Furchensystem wich dagegen vom normalen ab und verhielt sich ähnlich, wie bei den Eiern, die zwischen zwei horizontalen Glasplatten gepresst wurden. Denn zum dritten Male bildeten sich wieder verticale Theilebenen aus, die mehr oder minder rechtwinklig an der zweiten Theilebene ansetzten und langsam nach dem vegetativen Pole zu durchschnitten (Taf. XXXIX, Fig. 13, 14). Erst die vierten Theilebenen wurden horizontale und wurden durch dieselben zuerst die den animalen Pol umgebenden Zellen in eine obere, protoplasmareichere und eine untere, mehr dotterhaltige Partie zerlegt.

b) Verticale Aufstellung der Röhrchen.

Bei verticaler Stellung der Röhrchen, bei welcher animaler und vegetativer Pol die zwei entgegengesetzten, etwas vorgewölbten Grundflächen des Cylinders einnehmen, ist der Furchungsverlauf ein etwas unregelmässiger (Taf. XXXIX, Fig. 37, 38). Meist geht die erste Theilebene in schräger Richtung zum Cylindermantel durch das Ei hindurch in einiger Entfernung vom animalen Pol beginnend und auf der entgegengesetzten Seite des Cylindermantels bald in grösserer, bald in geringerer Entfernung vom vegetativen Pol endend. Das Ei wird zerlegt in zwei unregel-

mässig geformte Zellen, die in ihrer Grösse zuweilen erhebliche Differenzen aufweisen und von denen die nach oben gelegene und kleinere den Haupttheil der leichteren Substanz, die andere die grössere Menge des Dottermaterials erhält. Zuweilen näherte sich die erste Theilebene der horizontalen.

Es erinnert dieser Verlauf der Theilung an die Verhältnisse, wie sie durch Pressung der Eier zwischen zwei Objectträgern und durch schräge Aufstellung derselben herbeigeführt werden. In beiden Fällen erfolgt eine Zerlegung des Eies in zwei ungleichwerthige Zellen, in eine kleinere animale und in eine grössere vegetative, eine Zerlegung, die im normalen Furchungsschema erst bei dem dritten Theilungscyclus eintritt.

3. Erklärung des abnormen Furchungsverlaufes.

Die durch äussere Eingriffe, wie Druck und Umänderung der Kugelgestalt des Eies hervorgerufenen Modificationen des Furchungsprozesses liefern eine Bestätigung für das Gesetz, welches ich im Jahre 1884 zum ersten Mal zur Erklärung der Aufeinanderfolge der Theilungsebenen aufgestellt habe (16). Ich hob hervor, dass die Theilebene der Zelle stets mehr oder minder senkrecht auf der Axe der Kernspindel steht und sie in ihrer Mitte rechtwinklig schneidet, daher in ihrer Lage von der Stellung der Kernspindel abhängig ist; zweitens fügte ich hierzu als Ergänzung den Satz: dass „die Lage der Axe des sich theilenden Kerns (der Spindelaxe) wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des ihn umhüllenden, protoplasmatischen Körpers steht“. Denn „die beiden Pole der Kernspindel, durch welche die Richtung der Theilungsebenen bestimmt wird, kommen in die Richtung der grössten Protoplasmamassen zu liegen, etwa in derselben Weise, wie die Pole eines Magneten in ihrer Lage durch Eisentheile in der Umgebung beeinflusst werden.“

Was die Form des sich theilenden Protoplasmakörpers betrifft, so stellte ich die Regeln auf, dass in einem kugeligen Ei, in welchem Protoplasma und Dotter gleichmässig vertheilt sind, die Axe der central gelegenen Kernspindel mit der Richtung eines beliebigen Radius, dagegen in einem ovalen Ei nur mit dem längsten Durchmesser zusammenfalle,

dass in einer kreisrunden Protoplasmascheibe sich die Spindelaxe parallel zur Scheibenoberfläche in einen beliebigen Durchmesser, in einer ovalen oder einer halben Scheibe dagegen wieder nur in den längsten Durchmesser einstelle.

Den zweiten Factor oder die innere Differenzirung des Zellkörpers zog ich insoweit in Betracht, als häufig Protoplasma und Protoplasmaeinschlüsse im Eiraum in ungleicher Weise vertheilt sind. Dann nimmt der Kern seine Lage immer im Bereich des protoplasmareichen Abschnitts ein, wodurch die oben auf die Form des Eies bezüglichen Regeln in vielen Fällen eine Modification erfahren. Letzteres ist im polar differenzirten Froschei in ausgesprochenem Maasse der Fall. Hier kommt der befruchtete Eikern nicht in das Centrum der Kugel, sondern excentrisch in den protoplasmareicheren, pigmentirten Theil des Eies zu liegen, welcher wie eine Kugelcalotte oder Scheibe auf dem mehr dotterhaltigen Theil ruht und wegen seiner geringeren, specifischen Schwere gleichsam obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist. Für die Lage des Kerns bei der Theilung ist daher nicht mehr die Kugelform des Eies maassgebend, vielmehr wird dieselbe jetzt in Folge der inneren Differenzirung des Eiinhalts von der animalen Kugelcalotte bestimmt. Somit gelten die für die Protoplasmascheibe aufgestellten Regeln. Bei der ersten Theilung muss sich die Kernspindel in horizontaler Richtung ausbilden, die erste Theilungsebene muss daher eine verticale sein.

Und nun nach diesen Vorbemerkungen zur Erklärung der durch den Druck hervorgerufenen Wirkungen!

Wie schon Driesch (11) ganz richtig hervorgehoben hat, „werden die vom Normalen überaus abweichenden Furchungsbilder im Wesentlichen dadurch bedingt, dass sich die Kernspindeln parallel der drückenden Platte oder, anders ausgedrückt, senkrecht zur Druckrichtung stellen." Nach der oben vorausgeschickten Auseinandersetzung kann eine andere Stellung nicht gewählt werden, weil zwischen den drückenden Platten der Durchmesser der Zelle verkürzt, in den anderen Richtungen dagegen vergrössert, die Kugel mit ihren gleichwerthigen Durchmessern daher in eine Scheibe mit ungleichwerthigen Durchmessern verwandelt wird. Die Kernspindel stellt sich mit ihrer Axe aber niemals in den kleinsten Durchmesser ein, weil dann ihre

Pole in der Richtung der geringsten Protoplasmamenge liegen würden.

Senkrecht auf die zum Druck verwandten Platten kann sich die Spindelaxe erst von dem Moment an stellen, in welchem durch wiederholte Theilungen die Zellen so klein geworden sind, dass der Plattenabstand dem grössten Zellendurchmesser gleichkommt. Dann erst können sich Scheidewände parallel zur Plattenfläche ausbilden. Von diesem Moment an hat aber auch das Plattenpaar aufgehört einen Druck auf die einzelne Zelle auszuüben. Denn eine weiche, nachgiebige Zelle kann in der Richtung des Drucks nicht ihren grössten Durchmesser besitzen. Der Theorie nach muss es daher möglich sein, ein Ei zu zwingen, dass es sich längere Zeit nur durch Ebenen theilt, welche auf den pressenden Platten senkrecht stehen, sofern man nur nach jeder Theilung den Abstand zwischen beiden Platten stetig etwas verringert und dadurch einen Druck auf das zwischen gelagerte Zellenmaterial ausübt.

Den Anfang eines derartigen Experimentes hat Driesch (13) an Seeigeleiern ausgeführt, deren Membran er zerstört hatte. Zwischen den pressenden, horizontalen Platten theilten sich die Eier durch verticale Ebenen in 2, 4 und 8 Zellen. Letztere bildeten eine Platte, zusammengesetzt aus 2 Reihen von 4 Zellen in ähnlicher Weise, wie das in Figur 1 (Tafel XXXIX) abgebildete Froschei. Wurde jetzt vor Beginn des nächsten Theilstadiums der Druck aufgehoben, so stellten sich die Spindelaxen anstatt wie bisher horizontal nach einiger Zeit vertical ein, die 8 Zellen theilten sich durch horizontale Ebenen und lieferten somit eine Platte, zusammengesetzt aus 2 Schichten von je 8 Zellen. Wurde dagegen auf dem Achtstadium der Druck noch weiter wirken gelassen, so kamen auch bei der nächsten Theilung die 8 Spindeln wieder horizontal zu liegen, die Theilungen geschahen in verticaler Richtung, wodurch eine Platte von 16 in einer Fläche nebeneinander gelegenen Zellen geliefert wurde. Bei weiter fortgesetzter Theilung unter Druck müsste das Zellenmaterial, sofern es nicht beim Experiment abstirbt, in einschichtige Platten von 32, 64 Zellen u. s. w. aus einander gelegt werden.

Auch das Froschei liefert uns gute Belege, dass unsere Erklärung der Druckwirkung die richtige ist. Denn gibt man

dem Froschei durch Umwandlung der Kugel in eine Tonnenform einen längeren Durchmesser (Tafel XXXIX Fig. 11), so stellt sich die Spindelaxe in diese und die erste Theilebene steht senkrecht auf der Wand des Röhrchens, mit welchem man die Umformung der Kugel bewirkt hat. Presst man das Ei zwischen horizontalen Platten zu einer Scheibe, so folgen sich so lange Theilungen mit verticalen Theilebenen, bis der längste Zell-Durchmesser der Theilprodukte in die Richtung des Plattenabstandes fällt, worauf dann Theilebenen parallel zur pressenden Platte auftreten. Da bei der Compression zwischen vertical gestellten Platten durch die ersten Furchungen sehr kleine animale, dagegen grosse vegetative Zellen geliefert werden, gelangen die ersteren auch viel früher in die Lage, sich in einer Ebene parallel zur Glasplatte zu theilen, als die letzteren, daher die Scheibe vom animalen nach dem vegetativen Pol zu allmählich zweischichtig wird. (Taf. XXXIX, Fig. 29. Taf. XL, Fig. 2.)

Zu einem Gegenstand von noch höherem Interesse aber wird das Froschei, insofern es uns zeigt, dass ausser der Form der Zelle auch noch die Differenzirung und Anordnung ihres Inhalts den Verlauf des Furchungsprocesses sehr wesentlich mit bestimmt. Denn nur durch die Wirkung dieses zweiten Factors lässt es sich erklären, erstens dass Froscheier, die zur gleichen Scheibenform abgeplattet sind, doch wesentlich verschiedene Furchungsbilder liefern, je nachdem die pressenden Platten horizontal (Taf. XXXIX Fig. 1—5) oder vertical (Fig. 23—30) aufgestellt werden, und zweitens dass ein Gleiches für Froscheier gilt, welche eine Tonnenform erhalten haben, je nachdem die Glasröhrchen horizontal (Fig. 11—14) oder vertical gerichtet werden. (Fig. 37, 38.) Ein Ei mit mehr gleichmässigem Inhalt, wie das von Driesch zu seinen Experimenten benutzte Seeigelei, müsste meiner Meinung nach zwischen pressenden Platten auch bei verschiedener Stellung derselben immer den gleichen Furchungsverlauf darbieten, denn hier kommt als bestimmender Factor nur die äussere Form in Betracht beim Fehlen von grösseren Unterschieden im Inhalt. Es wäre erwünscht, ein solches Experiment beim Seeigelei einmal ausgeführt zu sehen.

Warum theilt sich nun das zur Scheibe umgewandelte Froschei bei horizontaler Stellung anders als bei verticaler. Im ersteren Falle sammelt sich von den 2 verschiedenwerthigen und

verschieden schweren Substanzen, die wir beim Froschei angenommen haben, die leichtere, protoplasmareichere Substanz an der nach oben gekehrten Scheibenfläche an, die schwerere, an Einschlüssen reichere Substanz an der entgegengesetzten Fläche, oder mit anderen Worten die ganze Scheibe ist gewissermaassen aus 2 stofflich verschiedenen Scheiben zusammengesetzt. Im zweiten Fall dagegen wird die protoplasmareichere, leichtere Substanz an dem nach oben gekehrten, dem animalen Pol entsprechenden Scheibenrand zusammengedrängt, so dass wir jetzt eine obere, protoplasmareichere und eine untere, dotterreichere Halbscheibe erhalten. Da nun der protoplasmareichere Scheibentheil für den Verlauf des Furchungsprocesses in erster Linie bestimmend ist, ergeben sich die Besonderheiten in den beiden Fällen leicht aus den oben aufgestellten Regeln. Ebenso fällt die Vertheilung der Substanzen in den zur Tonne oder zum Cylinder umgewandelten Eiern verschieden aus, je nach der horizontalen oder verticalen Lagerung, und daraus erklärt sich auch das entsprechende Furchungsbild.

Um die Lage und Aufeinanderfolge der Theilungsebenen zu erklären, sind von einigen Forschern noch andere Momente herangezogen worden. In demselben Jahre, in welchem ich die in diesem Abschnitt besprochenen Regeln über die Theilung gab, ist bald nach Veröffentlichung derselben auch die dritte Abhandlung von Pflüger (28) über die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilungen erschienen. In derselben macht Pflüger die Annahme, dass der Kern bei der Karyokinese sich in der Richtung streckt, welche ihm den kleinsten Widerstand bietet. „Vor dem Beginn der ersten Furchung liegt der Kern in dem dünnflüssigen Inhalt der oberen Calotte des Eies. Würde die karyokinetische Streckung die Richtung von oben nach unten einschlagen wollen, so müsste sie in den dickflüssigen, steifen Satz eindringen, der ihr einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzt. Dehnt sich der Kern aber in horizontaler Richtung aus, so vollzieht sich die Bewegung nur in dem dünnflüssigen Einhalte und in der Richtung der grössten Dimension der Calotte. Die karyokinetische Streckung wird mit einem Worte dem geringsten Widerstande begegnen, wenn sie horizontal gerichtet ist."

Gegen diese Annahme lässt sich einwenden, einmal, dass

in der den Kern umgebenden Zone, auf die es doch zunächst ankommen würde, Verschiedenheiten des Aggregatzustandes wohl kaum vorhanden sind, und zweitens dass auf späteren Furchungsstadien der Inhalt der Dotterzellen doch auch der karyokinetischen Streckung des Kerns kein Hinderniss in den Weg setzt. Die Stellung der Kernspindel hängt nicht von irgend welchen mechanischen Verhältnissen des Zellinhaltes ab, sondern ist ein Ausdruck von complicirten und ihrem Wesen nach unerforschten Wechselwirkungen, welche zwischen activen Theilchen des Zellinhalts und activen Theilchen des Kerninhalts beim Theilungsprocess stattfinden, wobei am nächsten wohl an polare Kräfte zu denken ist.

Aus einem anderen mechanischen Princip haben Berthold, Driesch und Dreyer die Richtung und Stellungen der Theilungsebenen zu erklären versucht. Schon vor mir hat Sachs (40) in der Aufeinanderfolge und Stellung der Theilungswände im Pflanzenkörper eine gewisse Gesetzmässigkeit erkannt und derselben Ausdruck gegeben, indem er sein bekanntes Princip von der rechtwinkligen Schneidung der Theilungsflächen bei der Zweitheilung aufstellte. Sachs hat bei seiner Erklärung die im Protoplasma und Kern sich vollziehenden Vorgänge unberücksichtigt gelassen und insofern die tieferen Ursachen für die Stellungen der Scheidewände nicht aufgedeckt. Denn erst wenn wir die Ursachen wissen, durch welche die Lage der Spindelaxen bedingt wird, dann können wir unter allen Umständen auch im Voraus bestimmen, wie die Theilungsebenen zu liegen kommen, da diese die Spindelaxen unter rechtem Winkel schneiden müssen. Das Sachs'sche Princip findet daher erst eine Erklärung in den von mir aufgestellten und oben (Seite 678) besprochenen Sätzen. Wie ich schon in meiner Anatomie und Physiologie der Zelle (23, p. 177) bemerkt habe, wird im Grossen und Ganzen bei jeder Theilung einer Mutterzelle, wenn dieselbe nicht gerade in einer Richtung ausserordentlich in die Länge gestreckt ist, der Fall eintreten, dass in den Tochterzellen die Axe, welche in der Richtung der früheren Hauptaxe der Mutterzelle liegt, in Folge der Theilung die kürzeste geworden ist. Die Axe der zweiten Theilspindel wird sich daher in diesem Falle nie in der Richtung der vorausgegangenen Theilspindel, vielmehr rechtwinklig zu dieser Richtung, der Form des Proto-

plasmakörpers entsprechend, einstellen müssen. Daher wird die zweite Theilebene die erste rechtwinklig schneiden müssen." Im Allgemeinen werden die aufeinander folgenden Theilflächen einer Mutterzelle, die in 2, 4, 8 und mehr Tochterzellen durch successive Zweitheilungen zerlegt wird, in den drei Richtungen des Raumes alternirend erfolgen und dabei mehr oder weniger genau senkrecht auf einander stehen.

Endlich wäre hier noch auf die Auseinandersetzungen von Berthold (3) einzugehen, welcher aus rein mechanischen Principien die Anordnung der Theilwände im Pflanzenkörper zu erklären versucht hat. Berthold macht darauf aufmerksam, dass sich die Theilwand fast stets in der Richtung der kleinsten Fläche bildet, durch welche der gegebene Zellkörper in zwei Hälften zerlegt werden kann. Das bei der Theilung hervortretende Princip der kleinsten Flächen, wie er es heisst, sucht er dann noch weiter aus den Gesetzen zu erklären, welche, von dem Physiker Plateau aufgedeckt, die Anordnung und Gestalt der flüssigen Lamellen im Seifenschaum etc. beherrschen. Danach „ordnen sich die Lamellensysteme so an und die einzelnen Lamellen krümmen sich in der Weise, dass die Summe der Oberflächen aller unter den gegebenen Verhältnissen ein Minimum wird. Die treibende Kraft ist die Spannung, die in den flüssigen Oberflächen ihren Sitz hat."

Bei einer Prüfung der Berthold'schen Auseinandersetzungen haben wir zweierlei zu unterscheiden, erstens die von ihm in den Vordergrund gestellte Erscheinung, dass sich die Theilung in der Richtung der kleinsten Fläche vollzieht, und zweitens die von ihm dafür gegebene physikalische Erklärung aus der Oberflächenspannung flüssiger Lamellen.

Was den ersten Punkt betrifft, so ist derselbe nicht in Zweifel zu ziehen; nur ist derselbe ebenso wie das Sachs'sche Princip der rechtwinkligen Schneidung eine nothwendige Folge der Sätze, welche ich über die Wechselbeziehungen zwischen Kern und Protoplasmakörper während der Theilung aufgestellt habe. Denn wenn sich die Axe der Kernspindel in der Richtung der grössten Protoplasmamassen, welche für gewöhnlich dem längsten Durchmesser der Zelle entspricht, einstellen muss, wenn ferner die Theilebene im Allgemeinen die Spindelaxe rechtwinklig in ihrer Mitte schneiden muss, so liegt es auf der Hand, dass

die Theilebene sich nur in der Richtung eines kleineren, und eventuell des kleinsten Durchmessers der Zelle gebildet haben kann. Somit würde auch diese Erscheinung aus den lebendigen, im Protoplasma und Kern gelegenen Kräften, nicht aber aus Oberflächenspannung zu erklären sein. Die einfach mechanische muss auch hier der physiologischen Erklärung das Feld räumen.

In diesem Sinne hat auch Driesch (11) schon mit Recht hervorgehoben: „Das von Berthold in die Biologie eingeführte, von mir und neuerdings von Dreyer in seiner Wichtigkeit für die thierische Eifurchung betonte Princip der kleinsten Flächen ist unter bestimmten, bei symmetrischen Gebilden realisirten Voraussetzungen eine Folge der Hertwig'schen Sätze." „Die Spindel stellt sich nach Hertwig so, dass die Fläche, weil sie auf ihr senkrecht steht, ein Minimum wird." Driesch bezeichnet diesen Vorgang und die für ihn zu gebende Erklärung als physiologische, will aber neben ihr auch dem von Berthold aufgestellten physikalischen Princip der Oberflächenspannung noch eine gewisse Gültigkeit gewahrt wissen. Ich pflichte ihm hierin bei, doch nur insoweit, als dadurch die physiologische Erklärung des Theilungsvorgangs selbst nicht eingeschränkt wird.

Was noch physikalisch zu erklären ist, bezieht sich auf Vorgänge, die sich nach dem Ablauf der Theilung in der Anordnung der Zellen vollziehen.

Wie schon von manchen Seiten, am ausführlichsten aber von Rauber (29) dargelegt worden ist, finden nach Abschluss der Theilung in vielen Fällen erhebliche Verschiebungen der Zellen an einander statt, wobei sie ihre Form etwas verändern. Dadurch werden die ursprünglichen Stellungen der Theilungsflächen bald mehr bald minder etwas andere, namentlich bilden sich die sogenannten „Brechungslinien" zuweilen in sehr auffälliger Weise aus. Dieses Aneinandervorbeigleiten und gegenseitige Anpassen der Zellen in ihrer Gesammtanordnung ist wohl auf rein physikalische Factoren und in erster Linie auf Oberflächenspannung zurückzuführen. Insoweit will auch ich in Uebereinstimmung mit Driesch der Berthold'schen Lehre die Geltung für ein gewisses Gebiet gewahrt wissen, aber allerdings nur für ein Gebiet, das dem Zelltheilungsprocess selbst nicht angehört, sondern nur Folgezustände, die nachträgliche Anordnung und Anpassung der Zellen aneinander, umfasst.

Zweiter Abschnitt.

Weiterentwicklung der durch Druck in ihrer Form veränderten Eier.

Durch die Zusammenpressung zwischen parallelen Platten oder durch die Einführung in enge Glasröhrchen werden die Eier auch nicht im Geringsten in ihrer Entwicklungsfähigkeit geschädigt. Im Gegentheil, die isolirten Eier waren nach 2 und 3 Tagen sogar erheblich weiter entwickelt als die Eier, die gleichzeitig betrachtet im Laichballen in einer Schale mit Wasser zusammenlagen. Es liegt wohl hierfür die Erklärung nahe, dass die Beschleunigung der Entwicklung im ersten Fall hervorgerufen ist dadurch, dass zu den isolirten Eiern der Sauerstoff der Luft von allen Seiten besser hinzudringen kann und dass auch die Lufttemperatur im Allgemeinen wohl eine etwas höhere war als diejenige des Wassers.

Die Compression der Eier bietet für das Studium der Organentwicklung einen sehr hoch zu veranschlagenden Vortheil dar. Wir können ein einzelnes, isolirtes Ei Stunde für Stunde, Tag für Tag beobachten und die eingetretenen Veränderungen feststellen. Das Ei bleibt unbeweglich während der Beobachtung, mögen wir es von seiner oberen oder unteren Seite betrachten, während ein normales Ei sich vermöge der ungleichen Schwere seiner oberen und unteren Hälfte sofort zu drehen beginnt, wenn wir die letztere behufs genauerer Untersuchung nach oben kehren. Ferner haben wir uns dadurch, dass wir die Kugel zur Scheibe oder zu einem Cylinder umwandelten, feste Flächen und Ränder geschaffen, die uns zur genauen Orientirung über den Ort, an dem sich die Organe anlegen, dienen können.

Wir erhalten so in der Compressionsmethode ein werthvolles Mittel zur Entscheidung in der Streitfrage, die zwischen Roux (34) und Oscar Schultze (42) darüber entstanden ist, ob die Medullarplatte sich an der animalen oder an der vegetativen Hälfte der Amphibieneier anlegt. Diese Streitfrage konnte von ihnen im entgegengesetzten Sinne beantwortet werden, weil die Methode, die zu ihrer Beantwortung benutzt wurde, schwerer zu handhaben und mit Mängeln behaftet war.

Um bestimmte Stellen der Kugeloberfläche während ver-

schiedener Entwicklungsstadien wieder zu erkennen, haben Roux und Oscar Schultze Marken benutzt, die sich entweder bei einzelnen Eiern zufällig darboten oder von ihnen künstlich durch Verletzungen der Oberfläche mit einer scharfen Nadelspitze hervorgerufen wurden. An der Anstichstelle erfolgt meist ein kleinerer oder grösserer Austritt von Dottersubstanz (Extraovat). Zellgruppen werden zerstört und hinterlassen in manchen Fällen eine auch noch später zu erkennende Narbe.

Dass diese Methode mit Schwierigkeiten verbunden und nicht ganz einwandsfrei ist, hat schon Schultze, der mit ihr Versuche vorgenommen hat, hervorgehoben. „Denn ein grosser Theil dieser Eier ging ihm trotz häufigen Wechselns des Wassers zu Grunde, bei anderen erhielt er durchaus unbrauchbare Resultate. Die meist kleinen Embryonen zeigten verkrümmte und theilweise noch auf spätem Stadium weit klaffende Medullarwülste, die Narben fanden sich, obgleich während der Furchung genau entsprechende Stellen angestochen waren, in Uebereinstimmung mit Roux an den verschiedensten Körperstellen der Missbildungen. Ein Theil der Eier lieferte nach Abschnürung des Extraovates scheinbar normale Embryonen, bei welchen jedoch keine Spur mehr von der künstlichen Verletzung zu erkennen war, etc.“ Und an anderer Stelle bemerkt Schultze: „Alle experimentell erzeugten Marken sind bei der Kleinheit des Objectes, der Fähigkeit des Eies, kleine Wunden in kurzer Zeit zur spurlosen Verheilung zu bringen und in Anbetracht des Umstandes schliesslich, dass gerade in den Fällen, wo sich die Marken ihrer grösseren Ausdehnung wegen bis zur Entwicklung der Medullarplatte erhielten, die Ergebnisse häufig durchaus widersprechend waren, nach meinen Erfahrungen nicht geeignet, unsere Frage mit wünschenswerther Sicherheit zu entscheiden.“

Auch nach meinen Erfahrungen hat die Anstichmethode ihre grossen Schattenseiten und liefert keine Resultate, die sich in jedem Fall mit Sicherheit voraussagen lassen, doch muss ich zugeben, dass man auch mit dieser Methode beim Studium einer grösseren Zahl von Fällen und bei einiger Uebung zu Resultaten gelangen kann, welche die Streitfrage zu entscheiden gestatten, wie ja auch die von Roux (30, 34) erhaltenen und von mir (20) schon früher bestätigten Resultate lehren. Jedenfalls aber ist die Compressionsmethode bei weitem vorzuziehen; denn sie ist ein-

facher, in ihren Ergebnissen sicherer und gewährt uns durch Verbindung der Flächenbetrachtung und Untersuchung von Serienschnitten einen weit genaueren Einblick in die räumlichen Umlagerungen des Zellenmaterials während der ersten Entwicklungsperiode, namentlich während der Gastrulation.

Auch der von Pflüger eingeführten Methode, die Froscheier in Zwangslage zu bringen, indem man die isolirten, auf einen Objectträger mit der Gallerte aufgeklebten Eier trocken hält und sie nur durch Zusatz einer ganz geringen Menge von Flüssigkeit befruchtet, ist die Compressionsmethode durch Einfachheit der Ausführung und Sicherheit der Ergebnisse überlegen.

1. Die Organbildung bei Eiern, die zwischen 2 parallelen Objectträgern gepresst sind.

a) Bei horizontaler Stellung derselben.

Nach 24 Stunden ist aus dem Ei eine Keimblase entstanden, deren ganze Oberfläche bei Rana fusca schwarz pigmentirt ist mit Ausnahme eines kleinen, stets nach abwärts gekehrten, mit gezackten, verwaschenen Grenzen versehenen, hellen Feldes, in dessen Bereich die etwas grösseren Dotterzellen liegen. Wir wollen es im Folgenden als Dotterfeld bezeichnen. Auf dem Durchschnitt (Taf. XL, Fig. 10) besteht die obere, dünnere Wand der Blase aus 3—4 Lagen von Zellen, von denen die oberflächlichste sich durch stärkere Pigmentirung, cubische Form und festeren Zusammenschluss der einzelnen Elemente auszeichnet; sie geht allmählich in die untere, stark verdickte und aus den grösseren Dotterzellen zusammengesetzte Wand über, die vermöge des hier angesammelten Dottermaterials eine flache Vorwölbung in die Keimblasenhöhle bedingt.

Das allererste Auftreten der Urmundanlage kann leicht verfolgt werden (Taf. XXXIX, Fig. 8). Es bildet sich bei allen auf einem Objectträger befindlichen Eiern fast zu derselben Zeit an einer Stelle am Rand des Dotterfeldes eine kleine, etwas gebogene Rinne in geringer Entfernung vom Scheibenrand und parallel zu ihm. Allmählich vergrössert sich die Rinne, in deren Bereich die Zellen eine etwas stärkere Pigmentirung aufweisen, nach beiden Seiten (Taf. XXXIX, Fig. 6) und nimmt nach einigen Stunden etwa den vierten Theil von dem Umfang des Dotterfeldes ein.

Ein Schnitt durch die Keimblase (Taf. XL, Fig. 11) zur Zeit des ersten Auftretens der Rinne und senkrecht zum Verlauf derselben zeigt uns einen scharfen Einschnitt, der eine kleine Strecke weit in die ventrale Dottermasse einschneidet. Es ist die erste Anlage des Urdarms, dessen Wände bei mehreren Eiern, die auf diesem Stadium in Schnittserien zerlegt wurden, in ganz typischer Weise fest auf einander gepresst sind. Den peripher von der Rinne gelegenen Einstülpungsrand können wir als Urmundrand bezeichnen. Ausserdem aber macht sich schon jetzt die Einstülpung noch in einem andern Moment geltend. In der Umgebung der Rinne nämlich geht die Decke in den Boden der Keimblase nicht mehr in der oben beschriebenen Weise (Taf. XL, Fig. 10) über; vielmehr zeigt sich hier (Fig. 11) die Dottermasse emporgehoben und in die Keimblasenhöhle schon weit hineingeschoben. Dabei hat sie sich der obern Blasenwand eine Strecke weit so dicht angelegt, dass sie nur durch einen engen Spalt von ihr getrennt ist. An dieser Stelle beginnt daher die Blasenwand schon zweiblätterig zu werden.

Die unbedeutende Rinnenbildung an der Oberfläche hat zu beträchtlichen Lageveränderungen des ganzen darüber gelegenen Zellenmateriales in einem grösseren Bezirk geführt. Denn auch seitwärts von der Urmundrinne ist die Dottermasse in die Keimblasenhöhle weiter hineingedrängt und an die äussere Blasenwand angelagert, wie Schnittserien parallel zum Verlauf der Rinne lehren. So zeigen uns die Figuren 12 u. 16 zwei Schnitte durch ein Ei im ersten Beginn der Gastrulation. In einiger Entfernung hinter der Rinne (in Figur 8 [Taf. XXXIX] zum Beispiel auf Schnitten, die nach dem Kreuz + zu liegen) gehen obere und untere Wand, wie auf dem Keimblasenstadium (Taf. XL, Fig. 10) in einander über. In grösserer Nähe der Rinne erhebt sich dagegen die Dottermasse links und rechts in 2 Flügel, die sich der Decke der Keimblase dicht angelagert haben (Fig. 12 u. 16).

Indem wir dem weiteren Verlauf der Entwicklung vorausgreifen, sei gleich jetzt schon bemerkt, dass man vom ersten Auftreten der Urmundrinne an sich schon ganz genau über die Hauptaxen des Embryo orientiren und die Lage der einzelnen Organe im Voraus bestimmen kann (Taf. XXXIX, Fig. 6—9; Taf. XL, Fig. 11). Der vor der Urmundrinne befindliche Rand des scheibenförmigen Eies bezeichnet die Kopfregion, der ent-

gegengesetzte Rand das Schwanzende des Embryos. Die untere, mit dem Dotterfeld versehene Fläche der Scheibe wandelt sich in die Rückengegend des Embryos um, an Stelle der Decke der Keimblase findet sich später die Bauchseite. Die erste Anlage der Urmundrinne selbst fällt also eine Zeit lang mit dem Querdurchmesser des Körpers zusammen, ihre Convexität ist kopfwärts, ihre Concavität schwanzwärts gerichtet.

In einer grösseren Anzahl von Fällen wurde zu bestimmen versucht, welche Stellung die Urmundrinne bei ihrem Auftreten zur Lage der ersten Theilebene des Eies einnimmt. Es geschah dies zur Prüfung der von Roux aufgestellten Theorie, dass die erste oder zweite Theilebene des Eies der späteren Medianebene des Embryo entspräche und daher schon zur Sonderung der Materialien diene, die zum Aufbau der linken und rechten Körperhälfte bestimmt seien. Zu dem Zwecke habe ich nach dem Verfahren von Roux durch einen Strich mit chinesischer Tusche auf der unteren Seite des Objectträgerpaares nach Beendigung des ersten Theilstadiums die Richtung der ersten Theilebene markirt.

Die Ergebnisse waren folgende: Bei einem Versuch mit 7 Eiern stand in 3 Fällen die Urmundrinne parallel zur ersten Theilebene ganz im Bereich und in der Mitte einer Theilhälfte (Taf. XXXIX, Fig. 8), 2mal schnitt sie die Theilebene unter rechtem Winkel, so dass sie halb in das Bereich einer jeden Theilhälfte zu liegen kam, 2 mal bildete sie einen spitzen Winkel mit der Theilebene, so dass der grössere Theil der Rinne der einen Theilhälfte angehörte und nur wenig mit einem Ende in das Bereich der anderen Hälfte übergriff. Wir wollen, um uns einer kurzen Bezeichnung zu bedienen, das oben beschriebene, 3fach verschiedene Lageverhältniss mit den Worten Parallel-, Quer- und Schrägstellung der Urmundrinne zur ersten Theilebene ausdrücken.

In einem anderen Versuch mit 4 Eiern beobachtete ich 2 mal Querstellung, 1 mal Parallel- und 1 mal Schrägstellung. In einem dritten Versuch mit ebenfalls 4 Eiern lag 1 mal Parallel- und 3 mal Schrägstellung vor. Hiernach kann sich die erste Urmundeinstülpung bei Eiern, die zwischen horizontalen Glasplatten gepresst sind, in der

ganzen Peripherie des Dotterfeldes entwickeln und es scheint keine bestimmte Stelle besonders bevorzugt zu sein.

Berücksichtigen wir nun das, was oben über die Lage der Urmundrinne in Bezug auf die Axen- und Körpergegenden des Embryo gesagt wurde, so muss bei Querstellung der Urmundrinne die Längsaxe des Embryo mit der ersten Theilebene zusammenfallen, bei Parallelstellung sie unter rechtem Winkel entsprechend der zweiten Furchungsebene schneiden, bei Schrägstellung endlich einen mehr oder minder spitzen Winkel mit der ersten Theilebene beschreiben.

Bei den 15 Eiern, bei denen die Stellung der Urmundrinne genauer bestimmt worden war, fällt demnach die Längsaxe des Embryo 4 mal mit der Richtung der ersten Theilebene zusammen, 5 mal schneidet sie dieselbe unter rechtem Winkel, 6 mal unter einem mehr oder minder spitzen Winkel. —

Bei Anwendung der Compressionsmethode ist es ein leichtes, die Form- und Lageveränderungen, welche der Urmund im Laufe der Entwicklung erfährt, an ein und demselben Ei genau festzustellen. Denn da man dieses in Folge der Pressung als nahezu unbeweglich betrachten kann, so sind die Lageveränderungen, die man am Urmund feststellen kann, auf active Vorgänge in der Umgebung desselben zurück zu führen. Zeichnungen, die in Intervallen an demselben Object angefertigt werden, müssen sich mit einander vergleichen lassen und einen genauen Einblick in die abgelaufenen Bewegungsvorgänge geben. Die dem Flächenbild entsprechenden, im Innern eingetretenen Substanzumlagerungen lassen sich gleichzeitig untersuchen, wenn man befruchtete und ebenfalls comprimirte Eier auf entsprechenden Stadien härtet und in Schnittserien zerlegt. Auf diese Weise muss es möglich sein, in den Mechanismus des Gastrulationsprocesses einen erschöpfenden Einblick zu gewinnen, an dem es zur Zeit noch fehlt.

Da mir einerseits die Musse zu einer continuirlichen, über einen längeren Zeitraum ausgedehnten Beobachtung fehlte, anderseits auch die Lösung anderer Aufgaben mein Zweck war, so habe ich nach dieser Richtung meine Untersuchung nicht ausgedehnt. Aber ich habe doch einen Cardinalpunkt wenigstens festzustellen gesucht, nämlich den Punkt, in wie weit der Ort, an dem der Urmund entsteht, und der Ort, an welchem er nach

24 Stunden etwa aufgefunden wird, einander entsprechen. Zu dem Zweck bezeichnete ich bei einigen Eiern mit Tusche den Rand des Eies, in dessen unmittelbarer Nähe die Urmundrinne angelegt war und fertigte von jedem Fall eine Zeichnung an. Am nächsten Tage wurden dieselben Objecte, an denen sich jetzt erhebliche Veränderungen vollzogen haben, wieder untersucht und abermals von ihnen Zeichnungen angefertigt. Das Ergebniss ist folgendes:

Im Laufe von 24 Stunden hat sich die Urmundlippe, welche nach aussen zu die halbmondförmige Einstülpungsrinne begrenzte (Taf. XXXIX, Fig. 8) zu einem kleinen Ring geschlossen, aus welchem der Rusconi'sche Dotterpfropf noch als ein kaum wahrnehmbarer, heller Fleck hervorsieht (Taf. XXXIX, Fig. 9). Hand in Hand mit der Umwandlung seiner Form ist auch in seiner Lage eine sehr erhebliche Veränderung vor sich gegangen. Denn der Urmundring findet sich genau an dem entgegengesetzten Rand des zur Scheibe abgeplatteten Eies, als wo sich Tags zuvor die Urmundrinne entwickelt hatte. Da nun die Scheibe sich nicht umgekehrt und ihre Lage so vollständig verändert haben kann, so muss die Urmundanlage vom Ursprungsort zum vis à vis gelegenen Rand der Scheibe oder von einem zum entgegengesetzten Rand des Dotterfeldes herübergewandert sein.

Auf dieselbe Weise wurde auch an anderen Eiern genau der Ort festgestellt, an welchem sich die Medullarplatte in Bezug auf die Lage der Urmundrinne entwickelt. An dem Ei Fig. 6 war die Urmundrinne an dem mit einem Stern bezeichneten Rand entstanden und zwar so, dass sie nahezu quer zur ersten Theilebene orientirt war, deren Verlauf durch einen Tuschstrich markirt worden war. Als am Nachmittag des anderen Tages die Präparate wieder durchmustert wurden, hatte der Urmund das Stadium des engen, runden Blastoporus, das auf Fig. 9 abgebildet ist, schon zurückgelegt und war jetzt in einen engen Spalt umgewandelt (Fig. 7). Derselbe fand sich aber am genau entgegengesetzten, dem Kreuz zugewandten Rand der Scheibe; seine Axe war so gerichtet, dass sie nahezu senkrecht auf dem Verlauf der Urmundrinne bei ihrer ersten Anlage stand. Die Medullarplatte liess sich schon deutlich erkennen; sie hatte sich an der nach unten gewandten, ursprünglich vegetativen Seite des scheibenförmigen Eies, welches das Dotterfeld enthielt, entwickelt.

Am Kopfende setzte sich schon die Hirnplatte durch einen queren Wulst, der in 2 seitliche Schenkel umbog, gegen ihre Umgebung scharf ab. Der quere Hirnwulst war an dem mit dem Stern bezeichneten Rand der Scheibe in einiger Entfernung vor dem Ursprungsort der Urmundrinne und parallel zu ihr entstanden. Er kam mithin schon in den Bereich des Randes zu liegen, mit welchem die untere in die obere Scheibenfläche umbiegt. Nach hinten war die Medullarplatte weniger scharf abgegrenzt, indem sich hier die Wülste noch nicht erhoben hatten. Zu einer scharfen Ausprägung der Wülste, durch welche die normale Entwicklung gekennzeichnet ist, kommt es hier übrigens auch im weiteren Verlauf nicht, wie die spätere Untersuchung dieses und anderer Präparate lehrte. Denn es wird an der Fläche, welche dem Druck der Glasplatte besonders ausgesetzt ist, offenbar einem stärkeren Hervortreten der Medullarwülste ein Hinderniss und eine Hemmung entgegengesetzt, was eine modificirte Entwicklung zur Folge hat. Endlich erkennt man noch eine ganz seichte Rinne (Fig. 7), die vom Kopfende der Medullarplatte zur Urmundspalte hinzieht und die Rückengegend des Embryo in eine linke und rechte Hälfte zerlegt; es ist die schon aus der normalen Entwicklung bekannte Rückenrinne der Amphibien.

Auch auf diesem weiter vorgerückten Stadium wurde die Stellung, welche die jetzt deutlich erkennbare Axe der Medullarplatte zeigt, mit der durch eine Tuschlinie fixirten Richtung der ersten Theilebene verglichen, es wurden dabei in 10 Fällen folgende Werthe gefunden: Zwei Mal fiel die Axe der Medullarplatte mit der ersten Theilebene zusammen, 2 mal schnitt sie dieselbe unter rechtem Winkel und 6 mal unter einem bald mehr, bald minder spitzen Winkel.

An einem Theil der Versuchsobjecte wurde die Entwicklung noch um einen Tag weiter verfolgt (Taf. XXXIX, Fig. 21). Die Medullarplatte hat sich dann zum Rohr geschlossen, welches aber immer noch die untere Seite der Scheibe in ganzer Ausdehnung einnimmt; das Kopfende ist durch eine Furche vom übrigen Theil der Scheibe scharf abgesetzt, es hat die Augenanlage und die Saugnäpfe, letztere an der nach oben gekehrten Fläche entwickelt. Der Urmundrand ist von der unteren Fläche weg entweder auf den hinteren Rand der Scheibe oder sogar noch weiter

auf die nach oben gekehrte Seite, welche der Bauchseite des Embryo entspricht, gerückt.

Ueber die Umlagerungen, die am Zellenmaterial während der Entwicklung eingetreten sind, geben Sagittal-, Quer- und Frontalschnitte noch weiteren Aufschluss.

Ein Sagittalschnitt durch ein Ei, an welchem der Blastoporus ganz am hinteren Scheibenrand (Taf. XXXIX, Fig. 9) liegt, lehrt, wie durch den Gastrulationsprocess das Dottermaterial erhebliche Lageveränderungen erfahren hat. Auf dem Keimblasenstadium (Taf. XL, Fig. 10 u. 11) an der unteren Seite der Scheibe gelegen, ist es jetzt (Fig. 15) in Folge der Gastrulation der Schwere entgegen nach oben emporgehoben und überall der Decke der Keimblase unter Verdrängung der Furchungshöhle dicht angelagert worden. Hiermit hat sich noch eine zweite Lageveränderung combinirt, die darin besteht, dass die Dotterzellen aus der Kopfhälfte nach der hintern Hälfte verdrängt worden sind. Im Kopftheil bilden sie nur eine dünne Schicht, welche die geräumige Kopfdarmhöhle auskleidet, nach hinten springen sie als mächtiger Wulst vor, verengen den Darmraum zu einem engen Spalt und drängen sich hier sogar noch als Rusconi'scher Dotterpfropf ein wenig durch den Urmund nach aussen hervor. Somit steht jetzt dieses Endstadium der Gastrulation (Fig. 15) hinsichtlich der Lage und Vertheilung des Dotters in einem vollständigen Gegensatz zum Beginn der Einstülpung (Fig. 11), wo die Dottermasse kopfwärts an Masse etwas überwiegt und in Folge der Einstülpung hier die Furchungshöhle am meisten eingeengt hat.

Während und in Folge der Einstülpung muss sich selbstverständlicher Weise auch der Schwerpunkt des ganzen Eies fortwährend verändern, da derselbe immer in die Gegend zu liegen kommt, in welcher sich das meiste Dottermaterial befindet. Vom vordern Scheibenrand, mit dem er Anfangs zusammenfällt, ist er allmählich nach dem hintern Scheibenrand gerückt. Er macht also an der Eioberfläche eine ganz entsprechende Wanderung durch, wie sie früher vom Urmund festgestellt wurde. Wenn die Eier aus ihrer Zwangslage befreit im Wasser eine der Lage ihres Schwerpunkts entsprechende Stellung einnehmen könnten, so würde in Figur 11 (Taf. XL) die mit einem Kreuz bezeichnete Stelle am tiefsten, die durch eine 0 markirte Gegend etwas höher

als wie es gezeichnet ist, zu liegen kommen. Umgekehrt würde in Figur 15 die jetzt den Urmund einschliessende Gegend 0 die tiefste Lage einnehmen, während das früher den Schwerpunkt enthaltende, mit dem Kreuz versehene Ende beträchtlich in die Höhe gestiegen wäre.

Aus diesen Verhältnissen lässt sich der Schluss ziehen, dass das Ei während seiner Entwicklung vom Beginn bis zum Schluss der Gastrulation eine ziemlich erhebliche Drehung um eine dem Querdurchmesser des Embryo entsprechende Axe erfährt. In Folge dessen kommt die Gegend, in welcher sich später das vordere Ende der Medullarplatte anlegt und welche bei comprimirten Eiern (Taf. XXXIX, Fig. 7 u. 9, Fig. 39) nach unten gekehrt ist, mehr und mehr nach vorn und oben zu liegen. Bei Eiern, die sich zwanglos im Wasser entwickeln, sieht daher der Beobachter die Medullarwülste an der oberen Fläche der Kugel während der Entwicklung zum Vorschein kommen. Hat er nun die nicht leicht festzustellende Drehung der Kugel, die während der einzelnen Entwicklungsstadien vor sich geht, übersehen, so wird er den Schluss ziehen, dass das Nervenrohr an der animalen Hälfte der Keimblase, die ja Anfangs auch nach oben gerichtet ist, entstanden sei. So klärt sich in sehr einfacher Weise der Irrthum auf, in welchen in der That eine Zeit lang die Forscher gefallen sind und welchen zuletzt noch Oscar Schultze (42) mit Entschiedenheit gegen Pflüger (27) und Roux (34) aufrecht erhalten hat.

Pflüger hat schon ganz richtig aus verschiedenen Beobachtungen folgende 2 Thatsachen erschlossen. Erstens: „Die Oeffnung Rusconi's läuft nach ihrer Entstehung von einer Stelle des Eiäquators auf dem Eimeridian nach der gegenüber liegenden Stelle des Aequators durch die nach abwärts gekehrte weisse Hemisphäre."

Zweitens: „Das Nervensystem entwickelt sich an der ursprünglich nach unten gekehrten Seite des Eies." Pflüger schloss dies aus der Beobachtung, dass bei trocken gehaltenen, in Zwangslage befindlichen Eiern, an der oberen Seite keine Medullarwülste zu sehen sind zu einer Zeit, wo sie bei den in Wasser entwickelten Eiern deutlich wahrgenommen werden. Sie kamen aber sofort auch bei den ersteren zum Vorschein, als ihnen Wasser zugesetzt wurde, so dass die Quellung der Gallert-

hülle dem Ei gestattete zu rotiren und einen Theil der bisher nach unten gewandten Fläche nach oben zu kehren.

Roux hat diese Verhältnisse nicht nur durch Untersuchung von Eiern, die in Zwangslage gebracht waren, sondern auch durch Anstechversuche noch weiter sicher gestellt. Denn eine in der Mitte der oberen, schwarzen Hemisphäre angebrachte Verletzung ergab einen Defect auf dem Bauche des Embryo.

Durch das von mir angewandte Compressionsverfahren, verbunden mit dem Studium einiger Reihen von Serienschnitten, ist der ganze Sachverhalt jetzt so leicht und sicher zu übersehen, dass jeder, dem Froschlaich zur Verfügung steht, sich im Laufe von 3 Tagen von der Richtigkeit überzeugen kann.

An die Auseinandersetzung über die erste Anlage der Organe im Froschei möge sich jetzt noch eine kurze Erklärung einiger Quer- und Frontalschnitte anschliessen, welche von den unter Pressung gezüchteten Eiern erhalten wurden.

Figur 13 (Taf. XL) zeigt uns einen Querschnitt nahe dem hinteren Rand der Scheibe durch den spaltförmigen Urmund eines Eies, welches schon eine Medullarplatte erkennen lässt und sich etwa in dem auf Taf. XXXIX, Fig. 7 abgebildeten Stadium befindet. Die seitlichen Urmundlippen schliessen dicht an einander; in geringer Entfernung vom Spalt springen am Dach des Urdarmes die beiden Darmfalten deutlich hervor, die Stelle anzeigend, von welcher aus das Einwachsen der mittleren Keimblätter erfolgt ist. Auf einer Reihe mehr kopfwärts gelegener Schnitte zeigen sich die Urmundränder längs der Urmundnaht unter einander verwachsen. Aus der so entstandenen Substanzplatte sondern sich die in Fig. 14 schon deutlich ausgeprägte Chordaanlage und Medullarplatte. Links und rechts von der Chordaanlage nimmt man noch die Darmfalten und die Stelle wahr, wo sich der Zusammenhang zwischen innerem und mittlerem Keimblatt noch nicht gelöst hat.

Während Schnitt 14 noch durch den hinteren Theil des scheibenförmigen Eies, wo sich die Dottermasse angesammelt hat, hindurchgeht, liefert uns Figur 17 einen Schnitt im Bereich der Kopfdarmhöhle von einem zweiten, auf derselben Entwicklungsstufe befindlichen Ei. Sie zeigt in Bezug auf Chordaanlage, Darmfalten etc. ähnliche Verhältnisse. In beiden Durchschnitten (Fig. 14 u. 17) ist an der nach abwärts gewandten Fläche der Scheibe das äussere Keimblatt zu beiden Seiten der Chorda zur Medullarplatte verdickt. In Folge der Pressung ist aber die Erhebung zu 2 Wülsten ausgeblieben. Die Aussenfläche der Medullarplatte ist ganz glatt, dagegen hat die Verdickung das mittlere und das innere Keimblatt etwas nach der Darmhöhle hineingedrängt.

Ein Querschnitt durch einen älteren Embryo, welcher schon ein

geschlossenes Nervenrohr und eine allseitig abgetrennte Chorda besitzt und daher dem in Figur 21 (Taf. XXXIX) abgebildeten Embryo entspricht, ist in Figur 18 (Taf. XL) dargestellt. Im Vergleich zur normalen Entwicklung ist die geringe Grösse des Nervenrohrs auffallend, worin sich eine hemmende Wirkung des Druckes zu erkennen gibt. Die Umbildung der Platte zum Rohr wird hauptsächlich in der Weise erfolgt sein, dass sich die Medullarrinne nach innen zu gebildet hat, wie es in normaler Weise bei den Knochenfischen geschieht, indem sie die nach einwärts von ihr gelegenen Zellenschichten nach der Darmhöhle zu hineindrängt.

Einen Frontalschnitt durch dasselbe Entwicklungsstadium (also parallel zu den pressenden Platten) liefert uns Fig. 19 (Taf. XL). Am vorderen Rand der Scheibe ist das Hirnrohr getroffen, das in normaler Grösse ausgebildet ist, weil seine Anlage an dieser Stelle keinem Druck ausgesetzt war. Am entgegengesetzten Rand ist der spaltförmige Urmund zu sehen, der sich im Vergleich zu jungen Stadien noch mehr nach hinten verlagert hat, nämlich von der unteren Seite (Fig. 7, Taf. XXXIX) auf den hinteren Rand der Scheibe. Die Vertheilung der Dottermasse entspricht dem früher Gesagten (Fig. 15, Taf. XL).

b) Die Organbildung bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertical aufgestellten Glasplatten erleiden.

Die Keimblase, welche bei diesen Versuchen nach 24 Stunden entstanden ist, zeigt zwar äusserlich dieselbe Form, aber im Inneren eine andere Lage der Dotterzellen und der Furchungshöhle als bei den zwischen horizontalen Glasplatten gepressten Eiern. Denn jetzt ist die Dottermasse nach dem untern Rand, die Furchungshöhle dagegen nach dem obern Rand der vertical gestellten Scheibe zu gelagert, wie am besten der Durchschnitt (Fig. 3, Taf. XL) und ein Vergleich desselben mit Fig. 10 lehrt. Zuweilen ist neben der Furchungshöhle noch ein kleinerer, mit Flüssigkeit gefüllter Hohlraum zwischen den Dotterzellen selbst zu bemerken.

Auch hier konnte das erste Auftreten des Urmunds beobachtet und die sich anschliessende Lageveränderung desselben festgestellt werden.

In Bezug auf den Ort, wo die Anlage des Urmunds erfolgt, lassen sich 2 verschiedene Fälle unterscheiden, die durch die besondere Lage des Dotterfeldes bedingt sind. Während dieses nämlich bei den Eiern, die zwischen horizontalen Platten gepresst werden, in ganzer Ausdehnung der unteren pressenden Fläche

anliegt (Taf. XXXIX, Fig. 5, 6, 8), zeigt es hier (Fig. 25—28, 31—33) zwei kleinere, durch Druck etwas abgeplattete, halbmondförmige Flächen, welche durch den nach unten gekehrten und in den Zwischenraum zwischen den beiden Glasplatten hineingewölbten Randtheil der Scheibe ineinander übergehen. Letzterer ist daher einem directen Druck nicht ausgesetzt.

Es kann nun der Urmund in der Peripherie des Dotterfeldes erstens im Bereich des dem Druck nicht ausgesetzten Scheibenrandes und zweitens im Bereich eines der beiden abgeplatteten Flächen entstehen.

Erste Gruppe.

In weitaus den meisten Fällen, die wir zunächst in das Auge fassen wollen, tritt (Taf. XXXIX, Fig. 33) die Urmundrinne an der Peripherie des Dotterfeldes auf, soweit sich diese im Bereich des Scheibenrandes befindet; sie wird auf der einen Seite von schwarz pigmentirten, auf der anderen Seite von hellen Dotterzellen begrenzt. Die halbmondförmige Rinne nimmt am Rand entweder eine genau symmetrische Stellung der Art ein, dass sie von jeder Seite des Objectträgerpaares nur zur Hälfte gesehen werden kann, oder sie zeigt eine asymmetrische Lage, so dass sie zum grösseren Theil oder ganz nur von einer Seite aus sichtbar ist. Zuweilen war noch an den Eiern eine Ringfurche, durch welche eine obere Calotte abgegrenzt wurde, zu bemerken (Taf. XXXIX, Fig. 33); sie bildet sich an der Stelle, wo der dünn- in den dickwandigen Theil der Blase übergeht. Eine Bedeutung für die Organbildung kommt ihr nicht zu; sie ist wohl lediglich eine durch den Druck hervorgerufene Nebenerscheinung.

Um auf dem Durchschnitt die Einstülpung zu sehen, müssen Schnitte parallel zur Scheibenfläche geführt werden (Taf. XL, Fig. 21). An solchen ist stets leicht festzustellen, dass die Einstülpung eine kleine Strecke weit abwärts von der Stelle erfolgt, wo die Decke in den Boden der Furchungshöhle übergeht.

Auch in diesen Versuchen konnte die Wanderung des Urmunds über die untere Fläche des Eies und seine räumliche Beziehung zur Anlage des Nervenrohrs durch Beobachtung eines und desselben Objectes und durch Anfertigung von Zeichnungen zu verschiedenen Zeiten festgestellt werden. So sieht man bei

dem oben beschriebenen Ei (Taf. XXXIX, Fig. 33) am anderen Tag die hufeisenförmige Rinne zu einem noch relativ weiten Ring (Fig. 34) geschlossen. Dieser Ring liegt aber jetzt am entgegengesetzten Rand des Dotterfeldes, hat also etwa um den vierten Theil des Scheibenrandes seinen Ort gewechselt. Nach abermals 24 Stunden sind die Medullarwülste sichtbar geworden (Fig. 40); sie sind gleichfalls an dem nach unten gewandten Scheibenrand entstanden und springen nach aussen in den Zwischenraum zwischen den beiden Glasplatten deutlich hervor, da sie nicht durch den Druck wie bei der horizontalen Stellung der Objectträger in ihrer freien Entwicklung gehemmt sind. Der quere Hirnwulst liegt wieder in einiger Entfernung vor dem Ort, an welchem sich zuerst die Urmundrinne angelegt hatte.

Ueber die inneren Vorgänge bei der randständigen Anlage der Organe geben die Durchschnitte Aufschluss, welche parallel zur pressenden Fläche durch 3 verschieden weit entwickelte Eier hindurch gelegt sind (Taf. XL, Fig. 23, 22, 20).

In Figur 23 ist die Furchungshöhle durch die Entwicklung des Urdarms ganz verdrängt und es ist die Dottermasse der Schwere entgegen an die Decke der Furchungshöhle angelagert worden. Eine hintere Urmundlippe hat sich gebildet. In Folge dessen hat sich jetzt von der übrigen Dottermasse der Dotterpfropf abgegrenzt, der noch von ziemlich beträchtlicher Grösse aus dem weiten Blastoporus herausschaut.

In Figur 20 sind schon die Medullarwülste entstanden, von denen einer auf dem Sagittalschnitt getroffen ist. Der Blastoporus ist eng geworden. Die Kopfdarmhöhle hat sich ausgeweitet und die Dottermasse nach oben und hinten verdrängt.

Am dritten Schnitt (Fig. 22) endlich, welcher durch das am weitesten entwickelte Ei hindurchgeführt ist, hat sich die Hirnanlage nach vorn scharf abgegrenzt, indem der quere Hirnwulst als Falte nach aussen vorspringt. Trotz dieser weit vorgeschrittenen Entwicklung zeigt das Ei die Furchungshöhle noch in grosser Ausdehnung erhalten. Ich habe dies mehrfach an den zwischen verticalen Glasplatten comprimirten Eiern beobachtet, so dass mir unter diesen Verhältnissen die Vorwärtsbewegung der Dottermasse, vielleicht in Folge einer stärkeren Reibung, mit grösseren Schwierigkeiten verbunden zu sein scheint. Auch hängen hiermit und mit der langen Erhaltung der Fur-

chungshöhle wohl noch zwei weitere Erscheinungen zusammen. Die eine Erscheinung ist die schon oben beschriebene Ringfurche, welche, wie gesagt, sich etwa an der Stelle befindet, wo an der Keimblase die Decke in den Boden der Furchungshöhle übergeht (Taf. XXXIX, Fig. 34, 36; Taf. XL, Fig. 5 und 21). Die zweite Erscheinung ist eine starke Verzögerung im Verschluss des Urmunds, welcher sehr häufig über die Zeit hinaus eine sehr beträchtliche Grösse behält. Ein Beispiel hierfür liefert wieder das in Figur 22 dargestellte Durchschnittsbild, noch mehr aber die Totalansicht eines Eies (Taf. XXXIX, Fig. 36), bei welchem der enorm weite Urmundring an Grösse nur wenig hinter dem Umfang des ursprünglichen Dotterfeldes zurücksteht. Es muss daher möglich sein, auch durch starken Druck zwischen verticalen Objectträgern Spina bifida zu erzeugen, die in Fig. 36 z. B. entstehen wird, wenn der Verschluss der Urmundränder noch 1 bis 2 Tage aufgehalten wird.

Figur 22 (Taf. XL) ist ausserdem noch von Interesse, weil sie lehrt, dass der quere Hirnwulst etwa in der Gegend der Keimblase entsteht, in welcher die dünnere Decke in den dicken Bodentheil übergeht.

Zur Ergänzung der eben beschriebenen Sagittalschnitte (parallel zur Scheibenfläche) habe ich noch 2 Querschnitte (senkrecht zur Scheibenfläche) (Taf. XL, Fig. 6 u. 7) abgebildet durch ein Ei, dessen Urmund und Medullarwülste sich am Scheibenrand angelegt haben. Der Urmund muss in diesem Fall etwas asymmetrisch entstanden sein, denn die Medullarwülste (Fig. 7) nehmen nicht genau die Mitte des unteren Scheibenrandes ein, sondern sind etwas nach der linken Druckfläche zu verschoben. In Folge dessen sind auch rechter und linker Medullarwulst ungleich ausgebildet, der erstere ist dicker, zellenreicher und springt weiter vor, der linke, welcher schon der pressenden Glasplatte anliegt, ist in Folge der Druckwirkung in seiner Entwicklung etwas zurückgeblieben, kleiner und zellenärmer. Der Dotter ist in diesem Ei ganz nach oben gedrängt.

Einen Schnitt durch den Blastoporus aus derselben Serie gibt Figur 6, welche ebenfalls eine geringe Asymmetrie erkennen lässt.

Zweite Gruppe.

Von dem oben dargestellten Verhalten, dass die ersten embryonalen Organe längs des Scheibenrandes ihren Ursprung nehmen, macht eine kleine Anzahl von Eiern eine Ausnahme, indem bei ihnen die Urmundrinne im Bereich einer der plattgedrückten Flächen am Rand des Dotterfeldes entsteht (Taf. XXXIX, Fig. 31; Taf. XL, Fig. 4). Man vergleiche diese Figuren mit den entsprechenden zur 1. Gruppe gehörigen Figuren (Taf. XXXIX, Fig. 33 u. Taf. XL, Fig. 21).

Auch hier ist die Wanderung des Urmundes durch Beobachtung desselben Objectes leicht zu verfolgen und lässt sich daran erkennen, dass nach einiger Zeit der Urmund sich in senkrechter Richtung unterhalb des Ausgangspunktes ganz am Scheibenrand befindet (Taf. XXXIX, Fig. 32) und dass er endlich nach 24 Stunden auf der Fläche, wo er entstanden war, überhaupt nicht mehr gesehen werden kann, dagegen sich auf der entgegengesetzten Scheibenfläche dem Auge des Beobachters darbietet, wenn das Objectträgerpaar umgewendet wird. Es ist hier also der Urmund um den Scheibenrand auf die andere plattgedrückte Fläche des Dotterfeldes herumgewandert. Eine Verwechselung bei der Feststellung dieser Thatsachen war bei den Versuchen ausgeschlossen, weil der zur Compression aufgelegte Objectträger kleiner als der andere gewählt war und bei Anfertigung der Zeichnungen angegeben wurde, ob die Urmundrinne bei ihrer Anlage der grossen oder kleinen Glasplatte zugekehrt war.

Der Ort der Urmundsanlage bestimmt auch hier im weiteren Verlauf den Ort, wo die Medullarplatte auftreten muss; dieselbe entwickelt sich jetzt anstatt dem Scheibenrand entlang wie in Fig. 40, auf der durch Druck abgeplatteten Fläche und zwar der Hirnwulst etwas vor der Stelle der frühesten Anlage der Urmundrinne. Im Ganzen gewinnen so die Embryonen (Taf. XXXIX, Fig. 39) eine gewisse Aehnlichkeit mit den zwischen horizontalen Objectträgern gepressten (Taf. XXXIX, Fig. 7 u. 21).

Wie bei der Rand- sind auch bei der Flächenstellung der Urmundrinne Variationen in der Lage möglich. Entweder nimmt die Rinne wie in der Figur 31 (Taf. XXXIX) die Mitte des sich dem Beobachter darbietenden Dotterfeldes ein (Symmetriestellung) oder sie ist mehr in die Nähe des Scheibenrandes gerückt, so

dass dann später die Medullarplatte asymmetrisch auf einer Scheibenfläche nahe ihrem Rande gebildet wird.

Von Eiern der zweiten Gruppe sind die Durchschnitte Fig. 4, 5 u. 8, Taf. XL entnommen. Fig. 4 zeigt uns den Beginn der Einstülpung, durch welche wieder die Dottermasse eine Strecke weit in die Furchungshöhle hineingeschoben ist (vergleiche auch Figur 4 mit Figur 11).

Figur 5 ist ein Querschnitt durch eine schon weiter ausgebildete Gastrula. Der Urmund ist hier an einer der abgeplatteten Flächen und zwar nahe am Scheibenrand entstanden. Man kann dies aus der Lage der Urmundnaht schliessen; als solche bezeichne ich in Figur 5 die Stelle, an welcher wie am Primitivstreifen der Amnioten, äusseres und inneres Keimblatt in der Decke des Urdarms fest verwachsen sind.

In Figur 8 ist die Anlage der Axenorgane, die schon in Chorda und Medullarplatte gesondert sind, auch auf der abgeplatteten Fläche der Scheibe, aber in etwas grösserer Entfernung von ihrem Rand zu finden. Die Dottermasse liegt ihr in schräger Richtung gegenüber. Die Ausgestaltung der Embryonalform ist hier wie auch in Figur 5 in ausgesprochener Weise asymmetrisch. Es kommt dies bei Pressung zwischen vertical gestellten Platten viel häufiger vor als bei Pressung der Eier zwischen horizontalen Platten. Man vergleiche in dieser Beziehung die Figuren 13, 14, 17, 18, die eine leidlich gut ausgeprägte Symmetrie zwischen linker und rechter Körperhälfte aufweisen.

c) Die Organbildung bei Eiern, die eine Pressung zwischen schräg aufgestellten Glasplatten erleiden.

Um zu prüfen, ob sich der Ort der ersten Urmundanlage durch experimentelle Eingriffe beeinflussen lasse, untersuchte ich die Organbildung bei Eiern, die zwischen 2 horizontalen, parallelen Glasplatten gepresst und dann so aufgestellt waren, dass die Glasplatten etwa einen Winkel von 45° mit der Horizontalebene beschreiben (siehe auch Seite 674). Bei 16 in dieser Lage auf zwei Objectträgern befindlichen Eiern entstand nun die erste Einstülpung in 15 Fällen an dem Theil der Peripherie des Dotterfeldes, welcher nach dem oberen Rand des Objectträgers gewandt war, und nur bei einem Ei in dem entgegengesetzten Bereich (vergleiche Seite 734).

2. Die Organbildung bei Eiern, die in enge Röhrchen eingeführt sind.

a) Bei horizontaler Stellung der Röhrchen.

Da bei den in enge, horizontal gestellte Röhrchen eingeführten Eiern die erste Theilungsebene mit grösster Regelmässigkeit die Wand des Röhrchens stets rechtwinklig und senkrecht schneidet, so war ich sehr gespannt im Hinblick auf die Hypothese von Roux zu erfahren, ob der Urmund hier bei seiner Entstehung eine Beziehung zur Lage der ersten Theilungsebene erkennen lässt. Ist es doch bei diesen Experimenten überflüssig, die erste Theilebene besonders zu markiren, weil jedes Ei mit dem andern übereinstimmt. Das Ergebniss aus einer grösseren Anzahl von Beobachtungen lässt sich auch hier wieder in den Satz zusammenfassen, dass die Urmundrinne an den verschiedensten Stellen in der Peripherie des Dotterfeldes angelegt werden kann.

In Figur 15 (Taf. XXXIX) schneidet die hufeisenförmige Rinne die erste Theilebene unter rechtem Winkel, in Figur 17 steht sie parallel zu ihr und in Figur 16 bildet sie wieder mit ihr einen spitzen Winkel. Denken wir uns in diesen 3 Fällen die Entwicklung in der bekannten Weise weiter verlaufen, so würde das eine Mal die Medianebene des Embryo mit der ersten Theilebene zusammenfallen, das zweite Mal dieselbe unter rechtem Winkel und das dritte Mal unter spitzem Winkel schneiden; in letzterem Fall stimmt also ihre Lage überhaupt nicht mit irgend einer der erstgebildeten Theilebenen überein.

Auch unter diesen Versuchsbedingungen wurde die Wanderung des Urmunds verfolgt und wieder festgestellt, dass, wenn die Urmundrinne an einem Rand des Dotterfeldes entstanden ist (Fig. 17), dann der enge, ringförmige Blastoporus nach 24 Stunden am entgegengesetzten Rand (Fig. 18) gefunden wird. Die Bahn, die er zurückgelegt hat, entspricht etwa einer Linie, die man senkrecht durch die Mitte des Hufeisens hindurchlegt.

Ein weiter entwickelter Embryo, bei welchem sich schon Kopf und Schwanzende gut abgesondert haben und Nervenrohr, Augenblase und viele Muskelsegmente differenzirt sind, ist in Fig. 22 abgebildet. Man vergleiche denselben mit dem unter anderen Bedingungen gezüchteten Embryo in der nebenstehenden Figur 21.

Bei den mit den Röhrchen ausgeführten Experimenten traf ich einige Eier an, bei welchen die Urmundbildung einen anormalen Verlauf nahm. Es unterblieb nämlich theilweise oder ganz der Vorgang, der eben als Wanderung des Urmunds bezeichnet wurde, dagegen dehnte sich die Rinne an ihren beiden Enden immer weiter längs der Peripherie des Dotterfeldes aus. So hat sie dasselbe zum Beispiel in Figur 19 zu zwei Drittel umspannt, in einem anderen Fall hatte sie sich zu einem weiten Ring geschlossen. Wenn bei diesen Eiern sich der Urmund noch längere Zeit in ganzem Umfang offen erhält, aber sonst die Organbildung an den Urmundrändern weiter fortschreitet, müssen wieder, wie ich auch schon auf Seite 700 hervorgehoben habe, die Missbildungen zu Stande kommen, welche ich in einer früheren Abhandlung durch anderweite Eingriffe erhalten und als Embryonen mit Spina bifida ausführlich beschrieben habe.

b) Bei verticaler Stellung der Röhrchen.

Bei verticaler Stellung der Röhrchen, bei welcher der Theilungsprocess in so unregelmässiger Weise erfolgt (Taf. XXXIX, Fig. 37 u. 38), kommt das Dotterfeld an den Boden des tonnenförmigen Eies zu liegen. Hier tritt dann auch die hufeisenförmige Urmundrinne auf (Fig. 20) und bildet sich später der runde Blastoporus aus. Nicht selten wurde auch bei diesem Experimente Hemmung des Urmundschlusses beobachtet. Ein solcher Fall ist in Figur 35 dargestellt.

3. Entwicklung der Eier, welche zwischen horizontalen Objectträgern gepresst und dann nach der ersten oder zweiten Theilung umgekehrt wurden, so dass die dotterreichere und daher schwerere Hälfte des Eies der Schwere entgegen nach oben gelagert ist.

In allen seither angestellten Experimenten hatte sich der Urmund und das Nervenrohr auf der nach abwärts gekehrten Hälfte des Eies gebildet. Allerdings waren hier auch die verschiedenen Dottersubstanzen trotz der Veränderung der äusseren Form nach ihrer specifischen Schwere in normaler Weise vertheilt, so dass immer das Dotterfeld nach abwärts, der pigmentirte Theil nach oben sah. Es lag daher die Aufgabe nahe, noch zu unter-

suchen, in welcher Weise die Entwicklung beeinflusst wird, wenn man bei den in Zwangslage befindlichen Eiern das Dotterfeld nach oben kehrt, sodass die schwerere Hälfte des Eies über der leichteren liegt. Wird sich auch unter diesen der Natur zuwiderlaufenden Verhältnissen die Urmundrinne am Dotterfeld anlegen? oder sollte sie sich an der nach unten gerichteten Hälfte der Keimblase, die aber jetzt die pigmentirte, animale Hälfte ist, entwickeln? oder sollte die Entwicklung unmöglich gemacht oder gestört sein?

Es lag um so näher diese Fragen zu prüfen, als schon Pflüger (27) in seinen Untersuchungen sie berührt, aber keine sichere Antwort auf sie gegeben hat. „Ob ein Ei", heisst es in Pflüger's zweiter Abhandlung, „welches nicht bloss während der Furchung, sondern auch später dauernd die ganze weisse Hemisphäre nach aufwärts kehrt, zur Entwicklung eines Embryo führen kann, muss demnach vor der Hand als zweifelhaft erscheinen." Und an einer späteren Stelle wird bemerkt, dass sich „der Ruscon i'sche Spalt offenbar nicht auf der nach aufwärts gerichteten Hälfte des Eies bilden könne".

Die zur Prüfung dieser Frage angestellten Experimente beziehen sich zum kleineren Theil auf Rana fusca, zum grösseren Theil auf Rana esculenta. Die Eier wurden nach der Befruchtung, nachdem sie sich ihrer Schwere nach richtig eingestellt hatten, zwischen 2 horizontale Glasplatten, wie bei den früheren Versuchen, zur Scheibe platt gedrückt und dann umgekehrt, so dass das Dotterfeld nach oben gekehrt war. Trotz Abplattung und Zwangslage liessen sich aber die Eier in dieser abnormen Stellung nicht lange Zeit erhalten; die meisten von ihnen begannen sich langsam zu drehen, so dass nach 1 oder 2 Stunden wieder das Weisse nach abwärts und die pigmentirte Seite nach oben gekehrt war, entweder vollständig oder doch wenigstens theilweise. Es kann sich hierbei nicht bloss um eine Wanderung der Rindensubstanz, noch um eine Materialumlagerung in der Weise, wie sie Born (4) beschrieben hat, handeln, sondern das Ei muss sich im Ganzen drehen, wie das normale im Wasser schwebende Ei, wenn seine weisse Hälfte nach oben gebracht wird. In Folge der Hindernisse und der Scheibenform geht diese Drehung nur langsam und so vor sich, dass Theile der Scheibe, welche am linken oder rechten Rand liegen, sich links auf die

obere, rechts auf die untere Seite, wenn die Drehung von links nach rechts erfolgt, allmählich gleitend fortbewegen u. s. w., bis eine völlige Umkehr erfolgt und der normale Gleichgewichtszustand wieder erreicht ist. Trotzdem wird die Zweitheilung nicht verzögert und geht in normaler Weise vor sich.

Leichter wurde es, die Eier in der abnormen Lage dauernd zu erhalten, als ich die Umkehrung der Objectträger nicht gleich nach der Befruchtung, sondern erst nach Ablauf der ersten oder der zweiten Theilung vornahm. Wenn auch in einigen Fällen jetzt noch eine Umkehr auf dem Blastulastadium erfolgte, so blieb sie doch zunächst während des Furchungsprocesses überall und auch später in den meisten Fällen aus. Es ist dies ja auch leicht begreiflich. Denn sollte es auf dem Stadium der Zwei-, Vier- oder Achttheilung zu einer Umkehrung kommen, so müssten sich entweder die einzelnen Zellen für sich gesondert drehen, so dass in jeder einzelnen die leichtere Substanz nach oben, die schwerere nach unten rückt, oder es müssten sich die Zellen übereinander vorbeischieben, bis die linker Hand gelegenen rechts und die rechter Hand gelegenen links ihre neue und umgekehrte Lage gefunden hätten. Der erstere Process wird nicht gut ausführbar sein, weil die Theilsegmente mit ihren Oberflächen in sehr engem Contact stehen, der zweite Process aber setzt in Folge der Scheibenform, welche das Ei durch die Zwangslage erhalten hat, so erhebliche Formveränderungen der Zellen und Verschiebungen der erst gebildeten Theilebenen voraus, dass er schon a priori unmöglich erscheint.

Anders ist wieder die Sachlage auf dem Keimblasenstadium geworden, wenn das Dottermaterial in lauter kleine Zelleinheiten zerlegt ist. Dann ist ebenfalls eine Drehung im Ganzen möglich, wie bei dem ungetheilten Ei. Als ich daher im Wasser normal entwickelte Eier, als sie sich nach 24 Stunden zu Keimblasen umgewandelt hatten, zwischen horizontalen Objectträgern zu Scheiben abplattete und dann die Umkehrung vornahm, so konnte ich sie ebenfalls nicht lange Zeit in Zwangslage erhalten. Nach einigen Stunden war in Folge gleitender Bewegungen das Dotterfeld wieder nach unten gerückt. Diese Tendenz ist aber bei Eiern, die schon auf dem Stadium der Zwei- resp. Viertheilung gepresst und umgekehrt worden sind, in gleichem Maasse

nicht mehr vorhanden, wahrscheinlich, weil während des Furchungsprocesses eine theilweise Anpassung an die veränderten Bedingungen (abnorme und verkleinerte Furchungshöhle) erfolgt, wodurch der Unterschied zwischen leichterer und schwererer Hälfte etwas ausgeglichen wird.

Was ist nun das Schicksal der Eier, bei welchen das Dotterfeld zwei bis drei Tage der Schwere entgegen nach oben gerichtet ist? Ihre Entwicklung zeigt sich Anfangs durchaus nicht gestört. Die dritte Theilung geschieht, wie in den früher dargestellten Fällen (Taf. XXXIX, Fig. 1—5), durch vertical gestellte Ebenen, wobei die Furchen auch an dem jetzt nach abwärts gerichteten animalen Pol beginnen und von da nach oben gerichtet in die Dottersubstanz einschneiden.

Nach 24 Stunden ist eine Keimblase entstanden, die in ihrer pigmentirten Hälfte aus kleineren Elementen als die dotterhaltige Hälfte zusammengesetzt ist entsprechend dem normalen Verlauf, sodass eine bei Betrachtung der Oberfläche wahrnehmbare Störung des Entwicklungsprocesses bis hierher nicht eingetreten ist.

Auch die Urmundrinne beginnt sich im Bereich des nach oben gewandten Dotterfeldes und zwar etwa zur selben Zeit anzulegen wie bei Eiern, die sich in naturgemässer Lage zwischen horizontalen Objectträgern gepresst entwickeln. Aber der Gastrulationsprocess bietet verschiedenartige Abweichungen vom normalen Gang dar und ist offenbar ein gestörter. Schon bei Beobachtung der Flächenbilder fallen verschiedenartige Unregelmässigkeiten auf (Taf. XL, Fig. 24; Taf. XLI, Fig. 5). Während sonst die Urmundrinne stets eine glatt und scharf begrenzte, gekrümmte Linie darstellt (Taf. XXXIX, Fig. 6, 8, 15—17, 31, 33), erscheint hier die Einstülpung kraterförmig, von unregelmässig gezackten, gewulsteten, in mehrere Höcker abgetheilten Rändern begrenzt.

Am nächsten Tag bietet uns der mittlerweile weiter entwickelte Blastoporus die verschiedenartigsten Befunde dar. Bald ist er ein mehr oder minder weiter Ring, der einen Dotterpfropf umschliesst und die Mitte oder den Rand der nach oben gerichteten Fläche einnimmt (Taf. XLI, Fig. 7 u. 22); bald sieht man eine trichterförmige, von gewulsteten Rändern umgebene, meist

am Rand der Scheibe befindliche Oeffnung, in welcher von einem Dotterpfropf nichts zu sehen ist (Taf. XLI, Fig. 25); bald eine unregelmässig gebogene Rinne, eingesäumt von dicken Wülsten (Fig. 9).

Suchen wir aus diesen sehr verschiedenartigen Bildern uns ein Urtheil darüber zu bilden, worin das Wesentliche der Abweichung beruht, so würde sich dasselbe dahin abgeben lassen, dass bei den in umgekehrter Lage sich entwickelnden Eiern die regelmässige Folge der charakteristischen Formen fehlt, unter denen sich normaler Weise die Urmundbildung abspielt und dass ebenso das regelmässige Fortschreiten der Urmundbildung von einem zum entgegengesetzten Rand des Dotterfeldes und das damit Hand in Hand erfolgende, regelmässige Verwachsen der Ränder vermisst wird.

Ziemlich häufig nimmt ausserdem das Ei eine unregelmässige Form an, indem an der Scheibe der den Urmund bergende Theil nach Aussen als Höcker hervortritt (Taf. XLI, Fig. 9, 25). Auch kleinere Einstülpungen und Rinnenbildungen (Fig. 10), die für die Organbildung allerdings gewöhnlich ohne Bedeutung sind, machen sich an der Oberfläche bemerkbar. Nur in einem gleich genauer zu beschreibenden Fall ist daran zu denken, dass eine doppelte Urmundbildung vorliegt.

Durchschnitte vervollständigen das Bild der Abweichungen, welche wie gewöhnlich bei gestörten Processen sehr verschiedenartig ausfallen. Bei Eiern, die im Beginn der Gastrulation stehen, fällt auf, dass die Einstülpung mehr gerade nach abwärts und mitten in die Dottermasse hinein geschieht (Taf. XL, Fig. 25; Taf. XLI, Fig. 4). Es fehlt das so typische Bild der Urmundlippe, welches bei normal gelagerten Eiern, mögen sie zwischen horizontalen oder verticalen Glasplatten gepresst sein (Taf. XL, Fig. 11, 21 u. 4), stets beobachtet wird und welches uns an einem richtig geführten Schnitt sofort gestattet anzugeben, wohin der Kopf und das Schwanzende des Embryo zu liegen kommen werden. Ferner scheint die Wand der animalen Hälfte der Keimblase etwas auf Kosten des Dottermateriales verdickt zu sein (Taf. XL, Fig. 25; Taf. XLI, Fig. 4), was wohl daher rührt, dass sich die Furchungshöhle wegen der Umkehr des Eies nicht regelrecht hat ausbilden können. Da es unterblieben war, Eier auf diesem Stadium zu härten, so konnte in Bezug auf diesen

Punkt der genauere Sachverhalt durch Anfertigung von Durchschnitten nicht mehr festgestellt werden.

Um eine doppelte, schon oben erwähnte Urmundbildung handelt es sich wahrscheinlich bei einem Ei, von welchem 2 Durchschnitte aus einer Serie in den Fig. 28 und 29 (Taf. XLI) abgebildet sind. Es gehört zu demselben Versuchsmaterial, wie die Eier und Durchschnitte auf Taf. XL, Fig. 24 und 25 und Taf. XLI Fig. 4 und 5. Die Höhle der Keimblase hat sich nach dem einen Rand der Scheide zu verlagert (Fig. 28), während der Haupttheil der Dottermasse sich auf der anderen Seite befindet (Fig. 29), sich aber von hier noch dem Rand entlang auf die Hälfte mit der Keimblasenhöhle als dicker Streifen fortsetzt (Fig. 28). Zwei Einstülpungen sind in der Schnittserie deutlich vorhanden; die eine (Fig. 29) ist zur Zeit, wo auch sonst bei den Froscheiern die erste Urmundbildung beginnt, an der nach oben gekehrten, vegetativen Oberfläche in dem Theil der Scheibe, welcher vorwiegend die Dottermasse enthält, entstanden, kehrt auf vielen Schnitten wieder und gleicht in ihrem Aussehen dem Bild, unter welchen wir schon in Figur 25 (Taf. XL) und in Figur 4 (Taf. XLI) die Gastrulaeinstülpung bei so abnorm gelagerten Eiern kennen gelernt haben. Es kann daher kein Zweifel sein, dass sie eine echte Urdarmbildung ist. Die zweite Einstülpung ist an der nach abwärts gekehrten Fläche aufgetreten in dem Streifen von Dottermasse, der sich auf den mit der Keimblasenhöhle versehenen Theil der Scheibe fortsetzt (Fig. 28). Sie dehnt sich über 18 Schnitte aus, ist aber weniger tief als die andere, von der sie vollständig getrennt ist. Da sie sich gleichzeitig ausgebildet hat, so scheint es sich nicht um etwas Zufälliges zu handeln, sondern könnte wohl als Anlage einer zweiten Gastrulahöhle aufzufassen sein, welche von der andern getrennt in der untern Fläche der Scheibe durch die abnormen Bedingungen hervorgerufen worden ist. Sicherheit hierüber würde natürlich nur die Untersuchung ähnlicher Eier auf späteren Entwicklungsstadien, auf denen es zur Chordabildung kommt, liefern.

Das Studium von Durchschnitten durch ältere Eier, bei denen der Gastrulationsprocess 24 Stunden nach Beginn desselben zum Abschluss gekommen ist, hat verschiedenartige Befunde geliefert, von denen die Figuren 1—3, 6, 8, 11, 12, 23, 24, 26 eine allgemeine Vorstellung geben werden. Die Störung

in der Entwicklung äussert sich meiner Ansicht nach hauptsächlich in folgenden Punkten:

Erstens: Während bei normal entwickelten Eiern sich die Dottermasse ganz gleichmässig zu beiden Seiten der Medianebene vertheilt und durch diese auf jeder Stufe der Entwicklung in 2 genau gleich grosse Massen zerlegt wird, zeigt sie hier eine ausserordentliche Asymmetrie in ihrer Lage. Um dieselbe beurtheilen zu können, müssen wir uns vergegenwärtigen, dass die Urmundnaht und der Blastoporus normaler Weise in der Medianebene des Körpers liegen, dass in ihrem Bereich Chorda und Medullarplatten angelegt werden und dass ihr genau gegenüber sich die Basis des Dotterhügels befindet. Hier dagegen ist die Dottermasse auf allen Schnitten entweder auf die linke oder auf die rechte Seite der durch den Urmund hindurch gelegten Medianebene verdrängt. (Siehe namentlich Fig. 1, 24, 26.) Bei der Beschreibung der Figuren muss man daher anstatt von einem bauchständigen von einem seitenständigen Dotter reden.

Hiermit hängt ein zweiter Punkt zusammen. Bei der normalen symmetrischen Entwicklung lässt sich die Decke des Urdarms einem Gewölbe vergleichen, in welchem die in der Urmundnaht entstehenden Organe gewissermaassen den Schlussstein darstellen. Durch Urmundrinne, Chorda und Medullarplatte wird der Gewölbebogen genau halbirt. Hier dagegen herrscht wieder die grösste Asymmetrie, indem das Gewölbe durch Urmund und Chorda in sehr ungleichwerthige Abschnitte getheilt wird. In den Figuren 8, 23, 24, 27 liegt links, in den Figuren 1—3, 11, 26 rechts der weitaus grössere Theil des Gewölbebogens.

Aus diesem Umstand erklärt sich ein eigenthümlicher Befund, den ich einige Male an Durchschnitten bemerkt habe. In Figur 1 (Taf. LXI) ist an der Urmundrinne diejenige Urmundlippe, welche dem grösseren Theil des Gewölbebogens angehört, nach aussen in ganz aussergewöhnlicher Weise weit umgeschlagen. Verfolgt man nun die Schnittserie nach vorn, so kommt man bald in die Gegend, wo sich die Urmundnaht vollzieht. Normaler Weise treffen beide Urmundlippen mit ihren Rändern zusammen und verschmelzen. In unserem Fall aber hat sich die eine Urmundlippe der Stelle angelegt, wo sich die andere nach aussen umgeschlagen hat, und ist an dieser Stelle dann auch mit ihr verschmolzen (Fig. 2). In Folge dessen ragt auf einer ganzen Reihe

von Schnitten (Fig. 3) rechts von der Naht noch ein aus zwei Blättern zusammengesetzter Lappen, der allmählich nach vorn kleiner wird und schliesslich ganz verschwindet, über die Oberfläche hervor.

Einen ähnlichen Verlauf scheint mir die Entwicklung bei einem zweiten, etwas älteren Embryo, bei welchem an der Verschlussstelle schon Chorda und Medullarfurche entstanden sind, genommen zu haben. (Fig. 27.) Denn die linke Hälfte der Medullarplatte, die im Vergleich zur rechten etwas kümmerlicher ausgefallen ist, grenzt seitwärts an einen dicken, von der normalen Epidermis durch eine tiefe Furche abgegrenzten Ektodermlappen an. Letzterer gehört wieder der Seite der Embryos an, welche den grösseren Gewölbebogen zeigt und ist offenbar nichts anderes als der Rest des nach Aussen umgeschlagen gewesenen Urmundrandes. Etwas Aehnliches, wie auf dem Durchschnitt der Figur 27, scheint mir, müsste zu Stande gekommen sein, wenn der Embryo, der die Figuren 1—3 geliefert hat, sich noch einen Tag länger würde entwickelt haben. In theoretischer Hinsicht sind solche Anomalien von grossem Interesse, wie später noch weiter ausgeführt werden wird.

Ein dritter Punkt, der mir an den Präparaten auffällt, ist die oft nachweisbare, beträchtliche Dicke und der Substanzreichthum der Urmundlippen. (Fig. 8, 12, 26.) Schon bei der Flächenbetrachtung wurde auf die wulstige Beschaffenheit derselben aufmerksam gemacht. (Fig. 7, 9, 22, 25.) Von den Lippen aus hat sich durch Einwucherung das mittlere Keimblatt gebildet. An manchen Präparaten (Fig. 1, 8, 12, 24, 26) tritt deutlich eine Spaltung der Urmundlippen durch eine mehr oder minder tiefe Furche in eine äussere und eine innere oder in eine Haut- und in eine Darmlippe hervor. Am Rand der ersteren biegt das äussere Keimblatt, am Rand der letzteren das Darmdrüsenblatt in das mittlere Keimblatt (in parietales und viscerales Blatt desselben) um. Es sind das Befunde, auf deren theoretische Bedeutung ich in der Coelomtheorie und in meinem Lehrbuche aufmerksam gemacht habe. Der grössere Substanzreichthum der Urmundlippen scheint dadurch zu Stande zu kommen, dass vom Dotterhügel der Keimblase mehr Zellmaterial zu der Bildung der mittleren Keimblätter verwandt wird. In Uebereinstimmung hiermit schien mir die in der Darmhöhle ein-

geschlossene Dottermasse an Volum hinter normal entwickelten Eiern zurückzustehen. (Fig. 26, 27, 11, 12, 13, 14.) Wenn es sich damit wirklich so verhält, so würde zur Erklärung dieser Erscheinung in erster Linie daran zu denken sein, dass bei den in umgekehrter Lage entwickelten Eiern während des Furchungsprocesses der Gegensatz zwischen animalen und vegetativen Zellen eine Abschwächung und theilweise einen Ausgleich erfährt.

Trotz der eben dargestellten, verschiedenartigen und oft recht erheblichen Störungen des Gastrulationsprocesses entwickelten die mit ihrer unteren Fläche nach oben gekehrten Eier eine Chorda und ein Medullarrohr, welche Organe allerdings häufig etwas deformirt sind. (Fig. 27, 13.)

Bei dieser Gelegenheit sei ein eigenthümlicher und nicht uninteressanter Befund erwähnt, welcher auf einer Schnittserie durch ein schon weit entwickeltes Ei bemerkt wurde. (Fig. 13, 14 u. 30.) Der Befund bestand darin, dass etwa in der Mitte des Embryo von der Chorda ein seitlicher Ast eine kurze Strecke weit nach hinten abging und dass auch das Nervenrohr eine über ihm gelagerte, entsprechende Ausbuchtung aufwies.

Figur 14 zeigt uns auf einem Durchschnitt gerade die Abgangsstelle des seitlichen Astes von der Chorda getroffen. Derselbe biegt von hier an nach hinten rechtwinklig um, so dass auf sechs Schnitten zwei Chorda-Querschnitte in einiger Entfernung von einander zu sehen sind, ein grösserer vom Hauptstamm und ein mehrmals kleinerer vom Seitenast. Letzterer endet dann auf drei weiteren Schnitten abermals umbiegend und daher wieder mehr der Länge nach getroffen (Fig. 30), zugespitzt in einem Höcker, zu welchem sich die Rückengegend an der missgebildeten Stelle schon auf mehreren der vorausgegangenen Schnitte erhoben hat. In diesen Höcker dringt auch die Medullarplatte, unmittelbar über dem Chordaast gelagert, hinein; ebenso das mittlere Keimblatt. (Fig. 30.) Im Kopfbereich des Embryo, namentlich vor der missgebildeten Stelle fällt die Chorda durch ihre ansehnliche Dicke auf.

Wenn wir uns nach der Bedeutung und der Entstehung dieses merkwürdigen Befundes fragen, so bietet sich uns wohl eine befriedigende Erklärung in der schon erwähnten Erscheinung dar, dass bei den in umgekehrter Lage entwickelten Eiern der spaltförmige Urmund zuweilen eine seitliche Ausbuchtung (z. B.

Fig. 9 x) aufweist und dass die Urmundlippe einer Seite nicht selten als Lappen nach aussen umgeschlagen hervorsteht. Wenn nun die von vorn nach hinten sich vollziehende Verschmelzung der Urmundränder, wie ich sie in der Schrift „Urmund und Spina bifida" beschrieben habe, bis zu der Stelle gelangt ist, wo der eine Urmundrand eine seitliche Ausbuchtung gebildet hat (Fig. 9), wird eine doppelte Nahtbildung Platz greifen, einmal im Bereich des Hauptspaltes, zweitens aber auch zwischen dem Theil des Urmundrandes, welcher die Ausbuchtung umgrenzt. Es ist leicht einzusehen, wie auf diese Weise der oben beschriebene Befund, eine Chorda mit einem Seitenast und eine Medullarplatte mit einem seitlichen Auswuchs durch weitere Differenzirung zu Stande kommen muss.

Auch ausgesprochene Missbildungen wurden bei den Umkehrversuchen zuweilen beobachtet. So hatte sich mehrere Tage nach der Befruchtung das ursprünglich zur Scheibe abgeplattete Ei in einen mehr keilförmigen Körper umgewandelt. (Taf. LXI, Fig. 19.) Auf der obern Fläche lag das Dotterfeld noch theilweise frei zu Tage, von Wülsten eingesäumt. Querschnitte lieferten den in den Figuren 20 und 21 dargestellten Befund, der an einzelne der in meiner früheren Abhandlung „Urmund und Spina bifida" beschriebenen Missbildungen erinnert.

Auf der einen Seite (Fig. 20) hat sich aus dem Urmundrand eine halbe Embryonalanlage entwickelt, zusammengesetzt 1) aus einer halben Medullarplatte, die sich in früher beschriebener Weise zu einem Rohr zusammengelegt hat, 2) aus einer Chorda, 3) aus einer darunter gelegenen Ursegmentplatte und aus mittlerem Keimblatt. Auf weiter nach hinten gelegenen Schnitten (Fig. 21) grenzte die Medullarplatte noch als Rinne an die Oberfläche.

Auf der entgegengesetzten Seite des Dotterfeldes, wo der Wulst weniger deutlich ausgeprägt war, hat sich die Urmundlippe noch auf einem weniger weit differenzirten Entwicklungszustand erhalten. Vorn (Fig. 20) springt sie über das Dotterfeld weit vor. In ihrer Umgebung und nach abwärts von ihr hat sich mittleres Keimblatt entwickelt. Nervenanlage und Chorda sind noch nicht differenzirt. Nach hinten (Fig. 21) wird die Urmundlippe rasch niedriger, bis sie im Niveau des Dotterfeldes angelangt ist. Auf dem Durchschnitt zeigt nur eine kleinzellige Wucherung an, dass auch hier am Rand des Dotterfeldes die Urmundbildung noch im Gang ist. Der linksseitige Halb-

embryo und die rechterhand gelegene Urmundlippe gehen nach vorn durch einen breiten Wulst continuirlich in einander über, in dessen Bereich Hirnplatte und Chorda gesondert sind.

Nach der von mir aufgestellten Urmundtheorie ist der Befund leicht zu erklären. In der Peripherie des Dotterfeldes hat sich die Urmundeinstülpung erstens in sehr ungleicher Weise und zweitens so vollzogen, dass es noch nirgends zu einer Urmundnaht gekommen ist. Wir haben so einen Embryo mit höchstem Grad von Spina bifida und ganz freiliegendem Dotterfeld erhalten, einen Embryo, dessen beide noch getrennt gebliebene Körperhälften sehr ungleich weit ausgebildet sind. Denn während eine Körperhälfte sich schon in Chorda und Nervenplatte gesondert hat, ist die andere durch irgend eine nicht näher festzustellende Ursache noch auf dem Stadium der Urmundlippe zurückgehalten worden. Ja, diese selbst ist am hintersten Ende des Embryo noch erst in der Entwicklung begriffen.

4. Die Organbildung bei Tritoneiern, die nach Ablauf der Zweitheilung entsprechend der ersten Theilebene mit einem Cocconfaden eingeschnürt wurden, so dass sie Sanduhrform annahmen.

Um zu versuchen, ob es möglich sei, bei Amphibieneiern die beiden Theilhälften eines Eies möglichst vollständig von einander zu trennen, und die beiden Theile sich selbständig von einander entwickeln zu lassen, fertigte ich aus einem feinen Cocconfaden eine Schlinge und legte dieselbe um Tritonei, die sich noch in ihrer Gallerthülle befanden, herum, bald nachdem sie die Zweitheilung beendet hatten. Benützt wurden Eier von Triton taeniatus und T. cristatus. Die ersteren sind kleiner, die letzteren grösser und dadurch zum Experiment geeigneter, sind aber gegen Insulte mehr empfindlich. Der Cocconfaden wurde darauf in die Richtung der ersten Theilfurche gebracht und die zuvor gebildete Schlinge langsam zugezogen. Nach einiger Uebung und bei Anwendung der erforderlichen Geduld gelingt es, das Ei durch Zuziehen der Schlinge entsprechend der Theilebene etwas einzuschnüren, sodass es Sanduhrform annimmt (Taf. XLI, Fig. 16, 33, 36). Dagegegen wollte es nicht gelingen, die beiden Hälften noch weiter, geschweige denn vollständig zu trennen, indem immer während des Zuziehens der Schlinge und des dadurch auf den Einhalt ausgeübten Druckes ein Platzen der Rindenschicht, ein

Auslaufen von Dotter und ein Absterben hervorgerufen wurde. Ich musste mich daher nach manchen vergeblichen Versuchen mit einem bald mehr bald minder hohen Grad der Einschnürung begnügen. Unterstützt wurde ich bei diesen, wie auch bei anderen Versuchen durch die Geschicklichkeit und Ausdauer des bei dem II. anatomischen Institut angestellten Präparators Kühne.

Obwohl der ursprünglich beabsichtigte Zweck einer vollständigen Trennung der beiden Theilhälften nicht erreicht war, halte ich doch immerhin einige der gewonnenen Resultate der Mittheilung werth.

In mehreren Versuchen theilten sich beide durch den Cocconfaden getrennte Hälften gleichzeitig weiter durch eine Theilebene, die auf der ersten senkrecht stand (Fig. 36). Jedes der beiden Paar Zellen sonderte sich hierauf wieder durch eine horizontale Theilebene in zwei kleinere, animale und zwei grössere, vegetative Zellen (Fig. 33). In anderen Versuchen begann sich zuerst nur die eine Hälfte weiter zu furchen, während die andere erst einige Zeit später nachfolgte.

Am anderen Tag war aus der abgefurchten Zellenmasse eine Keimblase entstanden, die in ihrer äusseren Form noch ganz dem Aussehen des 24 Stunden zuvor eingeschnürten Eies entsprach und sich somit am besten einer Sanduhr vergleichen lässt (Fig. 16). Beide Hälften der Sanduhr sind selten genau gleich gross. An Längsschnitten, die ich durch ein Paar solcher Keimblasen hindurchlegte, fand ich das Blastocoel hauptsächlich in einer Hälfte, in der anderen dagegen den grössten Theil der Dottermasse gelegen.

Manche Präparate starben am zweiten Tage in Folge des Eingriffes ab, andere entwickelten sich zu Embryonen mit Chorda und Medullarwülsten weiter. Dieselben zeigen häufig in ihrer Form erhebliche Abweichungen von einander, wie drei Fälle lehren werden, die in den Figuren 17 und 18, 31 und 32, 34 und 35 abgebildet worden sind.

Die Figuren 34 und 35 geben uns die dorsalen und ventralen Ansichten eines Embryos, der aus einem nur wenig eingeschnürten Ei hervorgegangen ist. Hier ist das Medullarrohr in ganzer Ausdehnung des in die Länge gezogenen Eies entstanden und liegt mit dem einen Ende rechts, mit dem anderen Ende links von dem zur Einschnürung verwandten Cocconfaden. Die

Axenorgane sind in diesem Falle um ein sehr erhebliches länger, als bei einem Embryo, der sich in derselben Zeit aus einem normalen Ei entwickelt hat. Bei der Ansicht der Bauchseite bemerkt man am einen Ende den Hirntheil des Nervenrohrs, am andern Ende die Aftergrube.

In den beiden andern der zur Abbildung gelangten Fälle sind die Axenorgane (Nervenplatte und Chorda) einzig und allein auf der einen Hälfte des sanduhrförmigen Eies entstanden, während die andere Hälfte zur Bildung der Bauchseite verwandt ist. Auf der einen Seite des Cocconfadens liegt der Rücken-, auf der andern Seite der Bauch-Theil des Embryo (Fig. 31, 32, Fig. 17, 18). Die äussere Gestalt der Embryonen ist in diesen Fällen ausserordentlich verschieden. Dort ist der cephalocaudale Durchmesser (Fig. 34, 35) hier der dorsoventrale (Fig. 18, 31, 32) der überwiegend längste.

Im Einzelnen bieten auch die beiden letzten Fälle noch einige Abweichungen von einander dar.

In Figur 17 und 18 sind die Axenorgane an der grösseren Hälfte des sanduhrförmigen Eies entstanden (Fig. 16). Dabei hat sich die zum Rücken des Embryo entwickelte Hälfte etwas in die Länge gestreckt und zwar in der Richtung des Cocconfadens, also senkrecht zur längsten Axe des Eies. Die andere Hälfte dagegen stellt einen recht ansehnlichen Beutel dar, der am Kopfende des Embryo ventralwärts weit herabhängt.

In Figur 31 und 32 ist umgekehrt die zum Bauch des Embryos gewordene Hälfte des eingeschnürten Eies die grössere. Der Rückentheil ist im Bogen so stark gekrümmt, dass der vordere Hirnwulst und die Aftergrube sich in geringer Entfernung gegenüber liegen, nämlich nur so weit von einander getrennt, als der Durchmesser an der Einschnürungsfurche beträgt. An dieselbe stösst auf der einen Seite der quere Hirnwulst (Fig. 31), auf der anderen Seite die Aftergrube (Fig. 32).

5. Kritik der von Roux aufgestellten Evolutionshypothese und Beurtheilung der Beziehungen, welche zwischen der Organisation und Form der Eizelle einerseits und der Organbildung andererseits bestehen.

Die in mehreren Abschnitten mitgetheilten, verschiedenartigen Experimente sind hauptsächlich zu dem Zwecke ange-

stellt worden, einen in die Literatur sich einschleichenden Irrthum aufzudecken, welcher sich in folgende Sätze formuliren lässt: durch die ersten Theilungen wird das Ei in qualitativ ungleiche Stücke gesondert. Qualitativ ungleich sind sie insofern, als ihnen durch den Kerntheilungsprocess bereits Stoffe von verschiedenen Eigenschaften zugetheilt werden, sodass sich aus ihnen nur ein bestimmtes Körperstück entwickeln kann; aus diesem die linke, aus jenem die rechte Körperhälfte, aus einem Theil der Stücke die vordere, aus einem andern die hintere Rumpfhälfte und ebenso die Rückengegend und die Bauchgegend. Da in der ungleichen Qualität der einzelnen Theilstücke schon die Entwicklung ungleicher Körpertheile causal begründet ist, besitzen auch die Richtungen der ersten Theilebenen schon eine tiefere Bedeutung, indem sie mit den Hauptebenen des Embryo zusammenfallen und zwar entspricht bei einigen Eiern die erste, bei anderen die zweite Theilebene der Medianebene des Embryo. Die festen Beziehungen, welche zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen des Eies und damit auch zwischen entsprechenden Abschnitten des Embryo und den Furchungszellen bestehen, sind causale.

Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes und in Anbetracht der Entschiedenheit, mit welcher Roux als der Hauptvertreter der kurz skizzirten Lehre die gegen dieselben erhobenen Einwürfe zurückweist und die Richtigkeit seiner Beobachtungen und Deutungen von Neuem betont, ist es nothwendig bis in's Einzelne den Werth der Thatsachen und Gründe, welche dafür und dawider vorgebracht worden sind, genau abzuwägen und dann das allgemeine Endergebniss zu ziehen.

Gehen wir in der Literatur zurück, so sehen wir, dass den Anstoss zu der Lehre die mehrfach gemachte Wahrnehmung gegeben hat, dass bei einigen Thieren die erste und zweite Theilungsebene des Eies, welche sich unter rechtem Winkel schneiden, Richtungen haben, welche mehr oder minder mit der Medianebene des Embryo zusammenfallen (Götte, van Beneden und Julin, Seeliger, Pflüger u. A.).

Eine methodische Ausbildung hat aber die Lehre erst durch Roux erhalten, welcher sich in vieljährigen Studien mit ihr beschäftigt hat. Die hierbei ausschliesslich benutzten Untersuchungsobjecte sind die Eier von Rana fusca und von Rana esculenta

gewesen, an welchen Roux zahlreiche Experimente angestellt hat, wie er uns selbst mittheilt, zu dem ganz bestimmten Zweck, die Zeit der ersten Bestimmung der Körperachsen des Embryo zu ermitteln. Besonders hatte er sich die Frage gestellt: Besteht zwischen der Richtung der ersten Furchungsebene und der Richtung der Medianebene des späteren Embryo irgend eine constante Beziehung oder sind beide vollkommen unabhängig von einander? „Im ersteren Falle", bemerkt Roux (31) in seiner ersten Schrift, welche über die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo handelt, „musste ein constantes Winkelverhältniss beider Richtungen sich ergeben, im letzten mussten immer verschiedene Winkelgrössen sich darstellen. Die thatsächlichen Beobachtungen ergaben nun auf das Evidenteste zunächst das letztere Verhalten; es traten wiederholt bei Versuchsreihen von 12 bis 16 Eiern Winkel aus allen Dekaden von 0—90° hervor; und bei der Constanz dieses Auftretens lag es in der That sehr nahe, dieses als das richtige Resultat anzusehen und weitere Versuche zu unterlassen. Trotzdem aber sagte ich mir, dass auch ein solches Resultat nur nach Beseitigung aller nur denkbaren und sich zeigenden Fehlerquellen als sicher angenommen werden dürfe, und dass also im vorliegenden Falle ein solches Resultat überhaupt nicht feststellbar sein könne, da die eine Fehlerquelle, welche aus der Suspension des Eies in einer Flüssigkeit auch bei den geringsten Erschütterungen folgt, weder zu beseitigen noch zu messen ist" etc. Diese Gründe und dabei die feste Ueberzeugung, dass doch irgend eine feste Beziehung zwischen den bezüglichen Richtungen bestehen müsse, dass unmöglich die Continuität der Richtungen des normalen, embryonalen Geschehens an einer Stelle unterbrochen sein könne, und dass eine der normalen Hauptrichtungen nur durch einen Zufall, das heisst durch eine nicht normirte äussere Einwirkung, bedingt sei, veranlassten mich unermüdlich die Fehlerquellen aufzusuchen und zu vermeiden."

Mit verbesserten Methoden hat darauf Roux auch bessere Resultate erhalten und er hält „es daher für berechtigt, wenn er das hervorspringende Bestreben, die Richtungen der ersten Theilungsebene und der späteren Medianebene zusammenfallen zu lassen, als das Gesetzmässige auffasst und die gefundenen kleineren und grösseren Abweichungen nicht auf Abweichungen von

dem Gesetz, sondern auf die noch restirenden Fehlerquellen des Versuches zurückführt“ [1]).

Für Rana esculenta hatte sich bei den Experimenten ausserdem noch die Thatsache ergeben, dass sich am ungetheilten Ei die Richtung der ersten Theilebene mit ziemlicher Sicherheit voraus bestimmen lässt. Das in der Oberfläche vertheilte, braune Pigment ist hier nämlich weniger als bei Rana fusca entwickelt und überzieht nicht die ganze nach oben gerichtete Kugelhälfte. Nach der Befruchtung stellt sich nun das Ei seiner Schwere nach so ein, dass man bei Betrachtung der oberen Eihälfte neben der braun pigmentirten Substanz auf einer Seite noch einen hellen, sichelförmigen Saum der unpigmentirten Eihälfte zu sehen bekommt. Eine Ebene, welche dies charakteristische Oberflächenbild symmetrisch theilt, bezeichnet Roux als die Symmetrieebene des Eies. Mit ihr fällt in der Regel die erste Furchungsebene zusammen.

Das letztere Verhalten hat indessen Roux schon durch einen leichten experimentellen Eingriff abändern können, nämlich dadurch, dass er die Eier sich bei geringem Zusatz von Wasser in Zwangslage entwickeln liess. Er fasst seine Ergebnisse in folgende Worte zusammen: „Von 493 von mir beobachteten, in Zwangslage befindlichen Eiern von Rana esculenta stand bei 106 Stück (21,5 %) die erste Furche in der Richtung der durch die Eiachse gehenden, verticalen Symmetrieebene, bei 56 (11 %) innerhalb 20° nahe dieser Richtung. Dagegen stand bei 173, also bei 35 % der Eier, die erste Furche rechtwinklig zur Symmetrieebene, und bei weiteren 90 Stück (18 %) innerhalb 20° dieser Richtung genähert; während in den noch verbleibenden Raum von 50° zwischen diesen Extremen nur der Rest von 68 Eiern (14 %) fällt. Es zeigt sich also, wie auch gleichzeitig College Born gefunden hat, erstens bei Zwangslage der Eier ein auf-

1) Anmerkung. Die Resultate von Rana esculenta waren folgende: Beim ersten noch mit nachweisbaren Fehlern behafteten Versuch: 0°, 0°, 1°, 5°, 12°, 22°, 30°, 42°, 60°, 67°, 75°. Beim zweiten Versuch, mit nachträglicher Entfernung der vorhandenen Verbindungsfäden zwischen den Eiern: 1°, 2°, 4°, 6°, 9°, 11°, 18°, 25°, 48°. Beim, dritten Versuch unter Vermeidung der Entstehung solcher Fäden: 0° 0°, 0°, 0°, 1°, 3°, 4°, 5°, 5°, 6°, 7°, 8°, 10°, 22°, 29°.

fallend häufiges rechtwinklig Stehen der ersten Furche zur verticalen Symmetrieebene, welche ihrerseits durch die Eiachse bestimmt ist, und ausserdem eine sehr ausgesprochene Gruppirung der Abweichungen, sowohl um diese Richtung, wie um die Symmetrieebene selber, so dass zusammen 86 % der ersten Furchungsebenen diesen beiden Richtungen zugehören, während bloss 14 % in den 50° umfassenden Zwischenraum zwischen diesen beiden Hauptgruppen fallen."

Bei 75 von diesen Eiern hat Roux ausser der Stellung der ersten Furche zur Symmetrieebene auch noch die Stellung der Rückenfurche resp. den Ort der ersten Urmundsanlage bestimmt. „Es fielen", so berichtet er, „bei bloss 15 Eiern die erste Furche und die Medianebene des Embryo mit der Symmetrieebene der Pigmentirung zusammen, während bei weiteren 11 dasselbe annähernd mit Abweichungen innerhalb 20° der Fall war. Diese Eier zeigten somit in der Zwangslage wesentlich dasselbe Verhalten als Eier, welche ihre physiologische Schiefstellung der Eiachse durch Eigendrehungen eingenommen haben." „Bei 24 der Eier, bei welchen die erste Furche rein quer, bei 13, wo sie annähernd quer zur Symmetrieebene stand, fiel gleichwohl die Medianebene vollkommen resp. annähernd mit der Richtung der Symmetrieebene zusammen. Diese Eier, zusammen 37 % stellen das Verhalten dar, was von Rauber als das ausschliessliche Vorkommen unter normalen Verhältnissen hingestellt worden ist." „Ich fasse dieses Vorkommniss", erklärt Roux, „als eine bei Zwangslage sehr häufig eintretende, zeitliche Verwechslung der beiden ersten Furchen auf, wobei also die eigentlich zweite, vollkommen normaler Weise quer zur Symmetrieebene stehende Furche zuerst entstanden ist, wobei gleichwohl aber die Medianebene des Embryo in der Richtung der als zweiten entstandenen, aber durch ihre Stellung zu der Symmetrieebene und eben durch ihre Beziehung zur Medianebene wohl characterisirten, normaler Weise ersten Furche liegt."

In Anbetracht dieser zeitlichen Verwechslung der beiden ersten Furchen, welche auch als Anachronismus bezeichnet wird, gibt Roux dem in der ersten Arbeit aufgestellten Gesetz jetzt die weitere Fassung, dass die „erste (resp. zweite) Furche bereits das Material der beiden Antimeren des künftigen Embryo scheidet."

Prüfen wir jetzt die Tragweite des von Roux mitgetheilten Thatsachenmaterials, so wird der unbefangene Leser zunächst zugeben müssen, dass mit den erhaltenen Zahlen ein wirklicher Beweis nicht erbracht ist, sondern dass man höchstens von Wahrscheinlichkeiten reden kann. Prüfen wir zum Beispiel die von Rana esculenta mitgetheilten Versuchsreihen, die zu den zuletzt angestellten gehören, wo Roux schon mit den zu vermeidenden Fehlerquellen bekannt geworden war, so lehren die beiden ersten, dass die erste Theilungsebene und die Medianebene des Embryo alle Winkel von 0° bis 75° mit einander bilden können, und nur der dritte mit 15 Eiern angestellte Versuch zeigt, dass bei der Majorität der Eier die beiden Ebenen entweder vollkommen oder fast vollkommen zusammenfallen.

Das „ungünstige Resultat der beiden ersten Versuchsreihen" sucht allerdings Roux aus einer Fehlerquelle zu erklären, die darin bestanden haben soll, dass die auf der Unterlage mit ihrer Gallerthülle aufgeklebten Eier noch durch feinste, kaum sichtbare Gallertfäden verbunden gewesen seien, die er beim zweiten Versuche theilweise, beim dritten ganz entfernt habe.

Aber auch die Zahlen, welche Roux über die in Zwangslage gehaltenen Eier von Rana esculenta beibringt, scheinen mir keine beweisende Sprache zu reden. Von 493 Eiern fiel 279 mal die erste Theilebene entweder mit der Symmetrieebene der Eier zusammen (106 mal), oder stand rechtwinklig auf ihr (173 mal). 214 mal dagegen bildete sie mit ihr einen spitzen Winkel. Unter 75 Eiern fielen Symmetrieebene des Eies und Medianebene des Embryo 39 mal zusammen und 36 mal bildeten sie einen verschieden grossen Winkel mit einander.

Nachdem wir uns so von der Unzulänglichkeit des Roux'schen Beweismateriales überzeugt, zugleich aber auch erkannt haben, wie dasselbe immer nur in Bezug auf eine im Voraus erfasste und für wahrscheinlich gehaltene Hypothese einseitig beurtheilt worden ist, will ich meinen abweichenden Standpunkt näher begründen. Es soll dies geschehen, indem ich folgende drei Sätze an der Hand der Thatsachen zu beweisen versuchen werde:

1. Die Richtungen der ersten Furchungsebenen und die Ebenen des embryonalen Körpers stehen in keinem ursächlichen Abhängigkeitsverhältniss zu einander.

2. Der Furchungsprocess führt zu keiner Sonderung des Kernmateriales in qualitativ ungleiche, die Entwicklung verschiedener Körpertheile bestimmende Stücke.

3. Die Thatsache, dass in vielen Fällen die Furchungsebenen und die Axen des embryonalen Körpers mehr oder minder zusammenfallen und dass die Entstehung einzelner Primitivorgane von bestimmten Stellen der Eioberfläche ausgeht, erklärt sich aus der Organisation der Eizelle selbst.

Was den ersten Satz betrifft, so scheint mir seine Richtigkeit an den mit der Compressionsmethode gewonnenen Thatsachen leicht festzustellen zu sein. Wenn man die Eier zwischen parallelen, entweder horizontal oder vertical aufgestellten Glasplatten gepresst oder in enge Glasröhren eingeführt und dafür gesorgt hat, dass immer der vegetative Pol des Eies normaler Weise nach abwärts gekehrt ist, so kann man eine nachträgliche Verschiebung derselben durch Erschütterung wohl für ausgeschlossen halten. Die Fehlerquellen, gegen welche Roux hauptsächlich angekämpft hat, fallen hier fort. Was war nun das Ergebniss?

In einem Experiment fiel bei 10 Eiern, die zwischen horizontalen Glasplatten gepresst wurden, die Medianebene des Körpers 2 mal nahezu mit der ersten Theilungsebene zusammen; 2 mal stand sie nahezu senkrecht auf ihr, 6 mal bildete sie mit ihr einen mehr oder minder spitzen Winkel [1]).

Bei Eiern, die in enge, horizontal gelagerte Röhrchen eingeführt sind (Taf. XXXIX, Fig. 11), steht die erste Theilungsebene ausnahmslos rechtwinklig zur Axe des Röhrchens, während die später auftretende Urmundrinne eine sehr verschiedenartige Stellung zu ihr einnimmt. (Taf. XXXIX, Fig. 15—17.)

Namentlich beweisend ist das Ergebniss bei Eiern, die zwischen vertical gestellten Glassplatten gepresst wurden. Hier fällt, wie leicht zu erkennen (Taf. XXXIX, Fig. 23—28; Taf. XL, Fig. 2), weder die erste noch die zweite, noch eine der nächstfolgenden Furchen mit der späteren Medianebene des Embryo zusammen. Denn diese bildet sich in der Regel parallel den

1) Anmerkung. Ebenso fand Born (5) bei seinen Versuchen, dass die Medianebene des Körpers, resp. der Meridian des Urmunds fast nie mit der notirten Richtung der ersten Furche zusammenfiel und auch nur selten zu derselben senkrecht stand.

pressenden Platten aus (Taf. XXXIX, Fig. 40; Taf. XL, Fig. 7, 22), in einer Richtung also, in welcher unter den gegebenen Bedingungen eine durchgehende Theilebene überhaupt nicht entsteht. In dieser Richtung treten ja Theilungsebenen erst auf, nachdem das Ei schon in zahlreiche Stücke zerlegt ist (Taf. XL, Fig. 2), und zwar entstehen diese Theilebenen nach einander vom animalen nach dem vegetativen Pol zu allmählich fortschreitend und so, dass sie überhaupt keine plane Fläche oder eine Symmetrieebene darstellen.

Noch mehr ist bei Eiern, die in vertical gestellte Röhrchen eingeführt werden, der Furchungsprocess ein ganz abnormer (Taf. XXXIX, Fig. 37, 38) und trotzdem entstehen normal entwickelte Embryonen.

Im Uebrigen bestehen schon in der Literatur mehrfache Angaben, dass aus einem ganz regellos gefurchten Ei durchaus tadellose Embryonen gezüchtet worden sind, Angaben, die Roux bisher bei Aufstellung seiner Hypothese immer unberücksichtigt gelassen hat. Schon Pflüger hat solche Fälle angeführt und auch in richtiger Weise beurtheilt. „Es kommt bei misshandelten“ (d. h. in Zwangslage gehaltenen) „Eiern zuweilen vor“, heisst es in der zweiten Abhandlung von Pflüger, „dass die erste Furchung das Ei nicht in zwei gleiche Theile spaltet. Sogar sehr excentrisch kann die Furchungsaxe liegen. Weil nun bei normal gerichteten Eiern die Ebene des ersten Furchungsmeridians zugleich die Medianebene des späteren Embryo ist, und weil ich noch nicht wusste, dass dies Gesetz seine Gültigkeit für Eier verliert, deren Axe schief liegt, so erwartete ich, dass bei stark excentrischer Lage der Furchungsaxe ein Organismus entstehe, bei dem die rechte Körperhälfte von ganz anderen Dimensionen als die linke sein würde. Nichts davon trat ein. Ein ganz wohlgebildeter Embryo und später lebhaft umherschwimmende Kaulquappe gingen aus dem Ei hervor. Ich habe dies wiederholt beobachtet.“

Ebenso habe ich in meiner Arbeit über Spina bifida (20) mitgetheilt, dass am Ende der Laichperiode von Rana fusca häufig Eier gefunden werden, die wahrscheinlich in Folge geringgradiger Ueberfruchtung ganz abnorme Furchungsbilder lieferten, von denen ich auch einige abgebildet habe (l. c. Taf. XVI, Fig, 32—35). Indem solche Eier isolirt weiter gezüchtet wurden, liess sich fest-

stellen, dass sie sich nicht nur fortentwickelten, sondern auch zu vollkommen normalen Embryonen wurden.

Endlich sei noch darauf aufmerksam gemacht, was Roux bisher auch immer unberücksichtigt gelassen hat, dass an vielen Eiern die beiden ersten Theilebenen bald nach ihrer Entstehung ihre Form und Stellung zu einander vollständig verändern. Es geschieht dies durch nachträgliche, oft sehr grosse Verschiebungen der Furchungskugeln aneinander unter Ausbildung der von Rauber besonders gewürdigten Brechungslinien.

Solche Verschiebungen kommen bei Amphibieneiern in geringerem Grade vor, bei anderen Objecten aber sind sie, wie z. B. bei Ascaris, bei Sagitta etc. (siehe Figur 113 u. 114 meines Lehrbuches „die Zelle") so bedeutend, dass die durch die zweite Theilung geschaffenen Abgrenzungen der Zellen bald absolut andere geworden sind, als sie anfänglich waren, und überhaupt keine plane Ebene, wie es doch die Symmetrieebene ist, sondern eine in complicirter Weise vielfach gebrochene und gebogene Fläche darstellen. Bei einer künstlich durch das Ei hindurchgelegten Medianebene würden von Furchungszellen, die mit ihrer Hauptmasse der linken Seite angehören, Stücke auf die rechte Seite fallen und umgekehrt. Dasselbe würde natürlich auch bei dem Zellmaterial der Fall sein, das im weiteren Verlauf der Theilung von den grösseren Theilstücken abstammt.

Das sind Thatsachen, die jeder leicht beobachten kann, Thatsachen, mit denen sich derjenige in Widerspruch setzt, der behaupten wollte, dass bei Ascaris nigrovenosa oder Sagitta z. B. die zweite Furchungsebene die Symmetrie- und Medianebene des Embryo darstelle.

Wir wenden uns zur Begründung des zweiten Satzes, dass der Furchungsprocess nicht zu einer Sonderung des Kernmateriales in qualitativ ungleiche, die Entwicklung verschiedener Körpertheile bestimmende Stücke führt. Nach der Meinung von Roux (35, 36) — und dieselbe ist auch die Meinung von Weismann (43) — „werden durch den Kerntheilungsprocess typische Verschiedenheiten producirt, und so wird nach und nach ein äusserst complicirtes System typisch geordneter, verschiedener Theile geschaffen." „Das wesentliche Urgeschehen künftiger typischer Gestaltung vollzieht sich im Kernmaterial." So soll bei der ersten resp. zweiten Theilung des Froscheies von den beiden Kernen

der eine Eigenschaften zuertheilt erhalten, wodurch die zu ihm gehörige Eihälfte prädestinirt wird, eine linke Körperhälfte hervorzubringen, und umgekehrt. Durch den folgenden Theilungsprocess wird das Kernmaterial qualitativ ungleich gesondert in ein Material, welches die Entwicklung eines vorderen, und in ein Material, welches die Entwicklung eines hinteren Abschnittes ursächlich bestimmt.

Es lässt sich, wie zuerst durch Driesch (11) am Seeigelei gezeigt worden ist, die Unhaltbarkeit einer derartigen Hypothese vermittelst der Compressionsmethode leicht beweisen. Auch aus den Ergebnissen, die wir durch Pressung der Froscheier zwischen Glasplatten oder durch Einführen in enge Glasröhrchen erhalten haben, geht klar hervor, dass die vom Furchungskern abstammenden Kerne je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufs im Eiraum sehr verschieden zu liegen kommen, wenn wir sie auf Grund ihres Stammbaums mit einander vergleichen; denn sie werden bald mit diesem bald mit jenem Raumtheil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht und zu einem Zellindividuum abgesondert. Man kann also auf dem ersten Furchungsstadium, wie Driesch (S. 11) sich ausdrückt, das Kernmaterial wie einen Haufen Kugeln durcheinander würfeln, ohne dass dadurch die Ausbildung der Eier zu einem normalen Embryo im geringsten gehemmt und gestört wird.

Um dieses Verhältniss, welches von so grosser fundamentaler Bedeutung ist, dem Leser recht zu veranschaulichen, können die 3 Schemata A, B, C (Taf. XLIV, Fig. 18—25) dienen, von welchen A über die Vertheilung der Kernsubstanz bei normal gefurchten Eiern Aufschluss giebt, B bei Eiern, die zwischen parallelen, horizontal gelagerten Platten gepresst sind, und C bei Eiern, die eine Pressung zwischen vertical gestellten Glasplatten erfahren haben. Die Schemata zeigen uns die Lage der Furchungszellen und ihrer Kerne bei Betrachtung des Eies vom animalen Pol aus. Auf den Stadien, wo durch die Theilung zwei übereinander gelegene Zellschichten gebildet worden sind, ist die tiefer gelegene von der anderen durch einen dunkleren Ton kenntlich gemacht worden.

Der Roux-Weismann'schen Hypothese, dass der Kern qualitativ verschiedene Substanzen enthalte, welche bei den Theilungen successive auf die Tochterzellen auseinander gelegt werden, wollte ich einen bildlichen Ausdruck dadurch geben, dass

ich die Kerne der beiden ersten Furchungszellen verschieden schraffirte und in jedem von ihnen 4 verschiedene Quadrate durch besondere Punktirung und Schraffirung etc. unterschied. Die so kenntlich gemachten Theile des Mutterkerns wollte ich alsdann bei dem zweiten, dritten und vierten Theilungscyclus auf die Tochterkerne zur Vertheilung bringen. Diese Absicht gab ich jedoch auf, weil bei der Kleinheit der Schemata die Unterschiede in den einzelnen Kernen nicht deutlich genug hervorgetreten sein würden. Anstatt dessen haben die Kerne, damit der Leser sofort weiss, in welcher Reihenfolge die Kerngenerationen vom Mutterkern abstammen, in den 3 Schemata Zahlen erhalten. Die Herkunft von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen wird dann durch folgende 2 Stammbäume ausgedrückt:

In den 3 Schemata sind also die mit gleichen Zahlen versehenen Kerne sowohl von gleicher Abstammung, als auch von gleicher Qualität, nach der Roux-Weismann'schen Hypothese, während die Kerne mit ungleichen Zahlen in ihren Eigenschaften von einander abweichen.

Sehen wir nun, wie im Eiraum die Kerne bei den 3 verschiedenen, experimentell erzeugten Arten des Furchungsprocesses vertheilt werden:

Im ersten Theilungscyclus gleichen sich die Kerne in allen Fällen; beim zweiten Cyclus tritt der erste Unterschied auf: bei A und B (Fig. 18) liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Theilungsebene, welche nach Roux's Hypothese der Medianebene des späteren Embryo entsprechen würde, bei C (Fig. 19) dagegen sind sie in 2 Schichten übereinander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral.

Im dritten Cyclus ist in keinem Falle mehr eine Uebereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden.

Im Schema A und B (Fig. 20 u. 21) sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise links und rechts von der Medianebene vertheilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-, hier in einfacher Schicht hintereinander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in A der oberen Lage angehören, nehmen in B die Mitte der ein-

schichtigen Scheibe ein und haben die in A ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegesetzten Enden nach den Kanten der Scheibe auseinander gedrängt. Dieses Ergebniss ist ein entsprechendes, wie es Driesch für das Echinodermenei gewonnen und in die Sätze zusammengefasst hat: Bei comprimirten Eiern, „liegen die Zellen der vegetativen Zone gar nicht bei einander, sondern in 2 Partieen gesondert; daher besteht (später) die Blastula aus einer zusammenhängenden, ringförmigen, von der animalen Hälfte des Materiales gebildeten Tropenzone und aus 2 gesonderten, aus der vegetativen Hälfte bestehenden, polargemässigten Zonen (Kugelcalotten)."

Im Schema C (Fig. 22) endlich ist auch auf dem dritten Theilstadium noch keine Medianebene entstanden; es liegen die Kerne, 9, 10, 14, 13, die in Fig. 20 u. 21 der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht, und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Theilungscyclus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren 23—25 lehrt, im Eiraum noch mehr „durcheinander gewürfelt".

Im Vorausgegangenen habe ich stets von einer Umlagerung und Durcheinanderwürfelung des Kernmateriales, nicht aber der Zelle gesprochen. Letzteres konnte nicht geschehen, weil die Zelle ausser dem Kern auch noch aus Protoplasma und Dotterkügelchen besteht. Es ist nicht unwesentlich für unsere Betrachtung zwischen Zelle und Kern hier zu unterscheiden. Denn die beträchtliche Umlagerung, die wir festgestellt haben, bezieht sich nur auf die Kernsubstanz, nicht auf Protoplasma und Dotterkügelchen. Mag der Furchungsprocess in normaler oder anormaler Weise abgelaufen sein, so bauen sich doch immerhin die Zellen, die am vegetativen Pol gelagert sind, aus Dotter auf, der auch am ungetheilten, normal gelagerten Ei an dieser Stelle schon vorhanden war. Es wird nicht von einem andern Orte Substanz hierher geschafft oder in irgend einer Weise umgetauscht. Wir werden also sagen müssen, dass stets die am vegetativen Pol der Froschkeimblase befindlichen Zellen von der am vegetativen Pol des Eies angesammelten Eisubstanz, und die animalen und aequatorialen Zellen von entsprechenden Substanzmassen des ungetheilten Eies abstammen. Dabei ist allerdings die Zerlegung der Substanz in die einzelnen Zellen nach Grösse und Form derselben eine sehr verschiedene und für jeden einzelnen Fall sogar eine besondere. Ganz anders liegt das Ver-

hältniss mit den Kernen. Dieselben sind Träger einer Substanz, die sich während der Entwicklung durch Wachsthum fortwährend vermehrt und durch chemische Metamorphose des Zelleninhaltes neu erzeugt wird, eine Substanz, welche durch jeden Theilungsprocess in Bewegung gesetzt wird. Je nach der Ausbildung der Pole am ruhenden Kern und der Stellung der Spindelaxe kann sie in den verschiedensten Richtungen des Raumes auseinander gelagert werden, nach oben und unten, nach links und rechts, nach vorn und hinten. Während im normal geformten und gelagerten Ei die Vervielfältigung und Vertheilung der Kernsubstanz in nahezu identischer, typischer Weise erfolgt, genügt schon die blosse Abänderung der Kugelform zum Cylinder oder zur Scheibe, um eine vollständige Andersvertheilung hervorzurufen, wenn wir die Kerne auf Grund ihres Stammbaumes mit einander vergleichen. Je nach dieser oder jener Art des Furchungsverlaufes werden sie bald mit diesem bald mit jenem Raumtheil der Dottersubstanz in Verbindung gebracht und zu einem Zellindividuum abgesondert.

Wenn nun wirklich die Kerne durch den Furchungsprocess nach der Lehre von Roux und Weismann mit verschiedenen Qualitäten ausgestattet würden, wodurch die sie bergenden Dotterstücke von vornherein zu einem bestimmten Stücke des Embryos zu werden gezwungen wären, was für absonderliche Missbildungen müssten dann aus den Eiern mit dem in verschiedenster Weise „durcheinandergewürfelten" Kernmaterial entstehen? Da dies aber nicht der Fall ist, so ist für uns damit die gänzliche Unhaltbarkeit dieser Lehre bewiesen.

Gegen die Lehre lassen sich aber auch noch weitere Einwände aus dem Verlauf der normalen Entwicklung selbst entnehmen. Es ist nämlich ein Irrthum, wenn man glauben wollte, dass die durch die 3 ersten Furchungen gelieferten 8 Zellen sich überhaupt bestimmten Achtelstücken des Embryo vergleichen liessen Das geht schon aus dem sehr einfachen Grunde nicht, weil durch die verschiedenartigen Aus- und Einstülpungen der Keimblase die Zellen fortwährend in sehr ausgiebigem Maasse ihre Lage gegeneinander verändern, durch die Bildung des Urdarms, durch die Ausstülpung der Coelomsäcke, durch das dorsal- und ventralwärts erfolgende Auswachsen der Muskelplatten etc. So werden durch die dritte, normaler Weise in horizontaler Richtung erfolgende Theilung beim Froschei nicht etwa dorsal und ventral ge-

legene Körpertheile von einander gesondert. Denn aus den Zellen, in die sich die vier oberen Stücke weiter zerklüften und welche bei Rana esculenta das Pigment enthalten, geht die Decke der Keimblase hervor, welche beim Gastrulationsprocess verwandt wird, um die Epidermis für Bauch- und Rückenfläche zu liefern. Man findet daher das Pigment, welches am Anfang der Furchung nur am animalen Pol concentrirt war, jetzt in der ganzen Oberhaut des Embryo vertheilt. — Während so am animalen Pol gelegenes Material, allmählich nach dem vegetativen Pol hinwandert, wird durch die Einstülpungsprocesse, welche die Bildung von Darm- und Leibeshöhle veranlassen, Material, welches unterhalb der dritten horizontalen Theilungsebene gelagert war, in entgegengesetzter Richtung vom ursprünglich vegetativen nach dem animalen Pol zu bewegt. Aber ebenso bleibt auch das Material, welches nach Roux durch die erste oder zweite Theilebene in Bildungsmaterial für ein entsprechendes vorderes und hinteres Stück des Embryo getrennt worden sein soll, nicht dauernd der Theilungsebene entsprechend gesondert. Denn durch die Einstülpung, die dem Kopfende des Embryo entsprechend beginnt, wird Material, das ursprünglich vor einer transversalen Halbirungsebene gelegen ist, über dieselbe hinaus nach hinten geschafft, wie die Sagittaldurchschnitte lehren. (Vergleiche hierzu Taf. XL, Fig. 10, 11, 15.)

Wir wenden uns jetzt zur Erörterung der oben an dritter Stelle mitgetheilten These und verlassen damit den verneinenden Standpunkt, auf den wir uns gedrängt sahen. Es soll der Versuch gemacht werden, aus der Organisation der Eizelle selbst die Thatsache zu erklären, dass in vielen Fällen die Furchungsebenen des Eies und die Axen des embryonalen Körpers zusammenfallen und das die Entstehung einzelner Primitivorgane von bestimmten Stellen der Eioberfläche ausgeht.

Schon in früheren Arbeiten und auch in dieser Abhandlung (Seite 678) wurde gezeigt, wie die Richtung und Aufeinanderfolge der ersten Theilungsebenen des Eies durch die Form und Differenzirung des Körpers der Eizelle ursächlich bestimmt wird. Zu dem dort Gesagten ist jetzt noch hinzuzufügen und zu beweisen, dass die Form und Differenzirung der Eizelle ausserdem auch noch die Anlage der Primitivorgane (Ort und Ausbildung derselben) beeinflusst.

Von dem tiefgreifendsten Einfluss auf die jeweilige Entwicklungsweise des Embryo ist die Sonderung des Eiinhaltes in eine schwerere und in eine leichtere Substanz, in eine an Dottereinschlüssen und in eine an Protoplasma reichere. Die polare Differenzirung hat zunächst zur Folge, dass das Ei der excentrischen Lage seines Schwerpunkts folgend eine feste Ruhelage im Raum einnimmt und dadurch eine obere und eine untere Fläche und eine ihre Mittelpunkte verbindende, lothrechte Axe erhält.

Zweitens ist sie von Einfluss auf den Verlauf des Furchungsprocesses, indem der protoplasmareichere Abschnitt des Eiinhaltes sich rascher theilt und zahlreichere und kleinere Zellen liefert, während der dotterreichere Abschnitt entweder langsamer abgefurcht wird und in die grösseren, vegetativen Zellen zerfällt (Amphibien, Cyclostomen) oder überhaupt vom Furchungsprocess ganz unberührt und daher ungetheilt bleibt (meroblastische Eier).

Drittens verursacht die polare Differenzirung eine excentrische Lage der Furchungshöhle, welche sich immer im protoplasmareicheren Abschnitt des Eies ausbildet und dadurch den Unterschied in der Schwere der beiden Kugelhälften noch vergrössern hilft. In Folge dessen zeigt eine polar differenzirte Keimblase mehrere Abschnitte in ihrer Wandung, die nach Masse und Qualität erheblich von einander verschieden sind; wir unterscheiden den verdünnten und aus kleinen Zellen zusammengesetzten Abschnitt als die Decke der Furchungshöhle, dagegen den dicken Wandtheil, der entweder aus grossen Dotterzellen oder aus ungetheilter Dottermasse besteht, als ihren Boden.

Eine vierte Folge der auseinander hervorgehenden, in der Organisation der Eizelle begründeten Differenzirungen ist die nähere Bestimmung des Ortes, an welchem sich der Urmund anlegt. Derselbe entsteht bei allen polar differenzirten Eiern da, wo der dünnere in den dickern Abschnitt der Wand oder die Decke in den Bodentheil übergeht, also beim Frosch und Triton etwas unterhalb des Aequators des Eies und bei meroblastischen Eiern an dem Rand der Keimscheibe; daher wollen wir dem den Substanzring, in dessen Bereich an irgend einer zunächst nicht näher bestimmten Stelle die Einstülpung beginnen muss, als Randzone mit Götte bezeichnen. In allen unseren Experimenten, die eine Veränderung der Gestalt des Eies bezweckten, voraus-

gesetzt dass bei denselben die Anordnung der Eisubstanzen ihrer Schwere nach nicht gestört wurde, ist der Urmund stets in typischer Weise an einer Stelle der Randzone zur Ausbildung gelangt (Taf. XL, Fig. 3, 4, 11, 21). Nur bei Zwangslage und Umkehrung des Eies, durch welche der schwerere Theil nach oben kam, machten sich Störungen in der Urmundbildung bemerkbar (Taf. XL, Fig. 24, 25).

Da bei den Amphibien, wie oben auseinandergesetzt wurde, sich die Urmundbildung im Bereich der unterhalb des Eiäquators gelegenen Randzone abspielen muss, kommen Medullarplatte und Chorda, wenn man die durch den Gastrulationsprocess bedingte Drehung des Eies verhindert, an seine nach unten gekehrte Fläche zu liegen. Man würde sich nun eines groben Trugschlusses schuldig machen, wenn man die Ursache für die Entstehung der genannten Organe an der unteren Fläche des Eies darin erkennen wollte, dass durch die beim dritten Theilungscyclus gebildete horizontale Theilebene das Material für die Rücken- und Bauchgegend gesondert würde. Durch die Ausbildung einer horizontalen Theilebene werden die Unterschiede im Eiinhalt, welche die spätere Lage von Nervenrohr und Chorda zur Folge haben, nicht erst hervorgerufen, denn sie sind ja schon im ungetheilten Ei vorhanden und nachweisbar. Auch ist die Lage der horizontalen Theilebene selbst schon, wie aus dem oben (S. 678) entwickelten Furchungsgesetz hervorgeht, durch die Organisation der Eizelle bedingt.

Desgleichen wird man sofort einsehen, dass Ausbildung einer horizontalen Theilebene und Materialsonderung für Rücken- und Bauchgegend nichts mit einander zu thun haben, wenn man (abgesehen von den schon früher erwähnten Gründen S. 727, 729) von den Amphibien seinen Blick auch auf die Fische und auf die Amnioten richtet. Denn die auch hier allerdings erst im vierten Theilungscyclus auftretenden, horizontalen Theilebenen nehmen im Verhältniss zu den Axenorganen eine ganz andere Lage ein als bei den Amphibien. In Folge des grösseren Dotterreichthums des Eies und der Kleinheit der Keimscheibe liegt hier die Randzone weit oberhalb des Eiäquators. Nervenrohr und Chorda entstehen daher bei den Fischen nicht an der nach unten gekehrten Oberfläche des Eies, sondern

beginnen sich von einem weit oberhalb des Aequators gelegenen Punkt der Keimscheibe aus nach abwärts zu bilden, so dass der Embryo an die Seite der Eioberfläche zu liegen kommt und seine Längsaxe im Allgemeinen der Verticalaxe der Dotterkugel entspricht. Bei Reptilien und Vögeln endlich hat die noch grössere Zunahme des Dotters die Anlage des Embryo ganz auf die nach oben gerichtete Fläche der Kugel gedrängt.

Ausser der polaren Differenzirung des Eiinhalts ist ein zweiter die Entwicklungsweise bestimmender Factor die besondere Form des Eies. Am meisten tritt dies bei Eiern hervor, bei denen eine Axe an Länge überwiegt. Bei den langgestreckten Insekteneiern fällt die Längsrichtung des Embryo stets mit der langen Eiaxe zusammen. Dasselbe wird für das ovale Ei von Ascaris nigrovenosa angegeben. Als drittes Beispiel kann ich das gleichfalls etwas oval geformte Ei vieler Tritonarten anführen. Da dieses zugleich polar differenzirt ist und die Längsaxe nicht mit der Verticalaxe zusammenfällt, sondern sie rechtwinklig schneidet, so besitzt es schon von der Befruchtung an alle 3 Hauptaxen, welche im ganzen auch mit den 3 Axen des Embryo in ihrer Lage später übereinstimmen. Stets entwickelt sich nun bei Triton die Längsaxe der Gastrula und auch weiterhin des Nervenrohrs in der Richtung der längsten Axe des Eies. Mit einem Wort: Mit der Anfangs gegebenen Massenvertheilung der sich entwickelnden Substanz stimmt auch die spätere Massenvertheilung der entwickelten Substanz überein.

Ein solches Zusammentreffen wird a priori als das natürlichste und einfachste erscheinen. Denn sollte der spätere Längsdurchmesser des Embryo in die Richtung des Anfangs kürzesten Eidurchmessers zu liegen kommen, so müsste während der Entwicklung die ganze Eisubstanz umgelagert werden, was jedenfalls ein wenig zweckentsprechender Vorgang sein würde.

Nach der Hypothese von Roux würde beim Tritonei die erste Theilebene die Querebene und die zweitfolgende die Medianebene des Embryo ursächlich bestimmen und würden ferner die beiden ersten Theilprocesse die gestaltenden Kräfte zur Erzeugung eines vorderen und hinteren, eines linken und rechten Körperabschnitts zur Sonderung und Vertheilung bringen. Es ist dies genau derselbe Trugschluss, der schon oben (S. 731) aufgedeckt wurde.

Denn die Bedingung für die spätere Lage der embryonalen Hauptaxe und ihrer Nebenaxen ist schon vollständig in der Form und Massenvertheilung des Einhalts vor der Theilung gegeben und die Richtungen der ersten und zweiten Theilebene sind selbst in diesen ursprünglichen Verhältnissen causal begründet. Auch hier belehrt uns ein Blick auf das Insektenei noch weiter, dass die Richtungen der Embryonalaxen nicht durch die Lage der Theilebenen des Eies bestimmt werden, da sich solche ja bekanntermassen hier überhaupt nicht bilden.

Auf Seite 730 wurde gezeigt, dass bei polar differenzirten Eiern die Einstülpung sich nur im Bereich der Randzone der Keimblase vollzieht. Jetzt muss für langgestreckte Eier zu diesem Satz noch ergänzend hinzugefügt werden, dass die Einstülpung an der Randzone von einer noch genauer bestimmbaren Stelle ausgeht, nämlich einer Stelle, die an einem Ende der Hauptaxe gelegen ist. Welches Moment hier bei der ovalen Keimblase die Einstülpung begünstigt, wird sich vielleicht durch eine auf den Punkt besonders gerichtete Untersuchung nachweisen lassen.

Vielleicht kommt dem Ei von Triton noch eine weitere Organisation zu der Art, dass die leichtere und schwerere Substanz auch nach den beiden Polen der Längsaxe zu ungleich vertheilt ist. Ich habe auf diesen Punkt noch nicht besonders geachtet. Am leichtesten würde er sich daran erkennen lassen, ob die beiden ersten Furchungszellen vielleicht von etwas ungleicher Grösse sind. Wäre dies der Fall, so würde das Ei von Triton schon von vornherein einen bilateral-symmetrischen Bau besitzen und es könnte dieses Verhältniss vielleicht wieder dafür bestimmend sein, welches der beiden ungleichen Enden der Hauptaxe zum Kopf- und welches zum Schwanzende wird. Dem Ei würde wie einem bilateral-symmetrischen Organismus eine einzige Symmetrieebene von vornherein zukommen und da dieselbe in Folge der Vertheilung der verschieden schweren Substanzen immer vertical gestellt ist, würde dieselbe zugleich auch einer Gleichgewichtsebene entsprechen.

Es ist hier der geeigneteste Ort, auf diesen letzteren Punkt noch etwas genauer einzugehen[1]). Denn wenn manche polar differen-

1) Anmerkung. Auf die Bedeutung einer Bilateralität der Eizelle für die Entwicklung kommt auch Driesch (11, S. 249 kurz zu sprechen: „Bei Nereis ist die Bilateralität bereits am vierzelligen Stadium

zirten Eier eine mehr oder minder deutlich ausgeprägte Symmetrie- und Gleichgewichtsebene besitzen, so wird dies auch in dem Verlauf der Entwicklung zur Geltung kommen müssen.

Zunächst wird sich die bilaterale Symmetrie während des Furchungsprocesses erhalten. Denn durch die Zerlegung in Zellen wird die ursprüngliche Substanzvertheilung im Eiinhalt nicht verändert, da jeder Raumtheil im Ganzen in seiner alten Lage bleibt, abgesehen von den Kernen, die ein sich durch Wachsthum vermehrendes und bewegliches Material darstellen. Durch die Entstehung einer Furchungshöhle wird zwar der Gegensatz in dem spezifischen Gewicht zwischen der oberen und der unteren Kugelhälfte noch gesteigert, aber sonst in der von der Eizelle her übernommenen Art der Massenvertheilung der Substanz jedenfalls wenig geändert werden, so dass aus einem bilateral symmetrischen Ei auch eine ebenso beschaffene Keimblase hervorgehen wird. Die so vorhandenen Ungleichheiten in der Substanzvertheilung in der Wand der Keimblase könnten dann, wie beim längsgestreckten Ei von Triton zur Folge haben, dass auch eine bestimmte Stelle der Randzone als der Ort der Einstülpung bevorzugt ist.

Diese Erwägungen waren es, welche mich veranlassten, das auf Seite 702 beschriebene Experiment anzustellen. Denn wenn man die Froscheier zwischen parallelen Glasplatten zu Scheiben zusammenpresst, und die Glasplatten dann unter einem Winkel von 45° geneigt aufstellt, so prägt man dem Ei eine bilateral symmetrische Organisation auf, da sich die protoplasmareichere und leichtere Substanz der schräg gestellten Scheibe an der oberen Kante und Fläche, die an Dottereinschlüssen reichere Substanz dagegen an der unteren Kante und Fläche ansammeln wird. Durch eine Ebene welche die Scheibe von der Mitte des oberen nach der Mitte des unteren Randes halbirt, kann man allein eine symmetrische Theilung der Substanz vornehmen.

Wie schon in den Akademieberichten von mir mitgetheilt wurde, entstand bei 16 unter diesen Bedingungen entwickelten Eiern die Urmundeinstülpung 15 mal an dem Theil der Peripherie des Dotterfeldes, welcher nach dem oberen Rand des Objektträgers

äusserlich sichtbar. Wir sehen darin die Folge eines bereits am ungefurchten Ei ausgeprägten bilateralen Baues.“)

gewandt war, und nur bei einem Ei in dem entgegengesetzten Bereich. An dem oberen Rand selbst nahm freilich die Urmundrinne noch verschiedene Lagen ein, während die bevorzugte Stelle mit der Symmetrieebene stets zusammenfallen sollte. Der ganze Versuch ist indessen nur als ein provisorischer zu betrachten. Weil das Untersuchungsmaterial mir ausging, konnte ich den Gegenstand nicht noch weiter verfolgen.

Uebrigens wird ein völlig exaktes Resultat bei den angegebenen Versuchsbedingungen kaum zu erwarten sein, weil bei der Pressung zwischen zwei Glasplatten das Ei nicht frei wie im Wasser schwebt und dadurch die volle Wirkung der Schwere auf die Vertheilung seiner Substanzen und auf seine Ruhelage beeinträchtigt wird. Ich glaube aber jetzt schon die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass wenn das Ei eine Symmetrieebene besitzt, welche dann zugleich auch eine Gleichgewichtsebene ist, die Urmundeinstülpung an dem Ende derselben beginnen wird, wo die grössere Menge der protoplasmareicheren Substanz von Anfang an angesammelt war.

Unter Berücksichtigung der hier kurz entwickelten Gesichtspunkte wird man verständlich finden, wie die Form der Eier und die Anordnung verschiedener Substanzen, welche ungleiches Gewicht und ungleiche physiologische Bedeutung haben, zumal wenn sie eine bilateral symmetrische ist, nicht nur die Richtung der ersten Theilebenen, sondern auch die Lage der embryonalen Körperaxen und einzelner Primitivorgane wird beeinflussen können. Hieraus erklärt sich nach meiner Meinung allein und vollständig die Uebereinstimmung, die in manchen Fällen (z. B. beim Tritonei) zwischen den Richtungen der Theilungsebenen und der Lage der embryonalen Organe bemerkt worden ist. Es erklärt sich aber auch, dass dieselbe keine absolute ist. Denn Form und Vertheilung der Eisubstanzen können durch andere Factoren leicht modifizirt und abgeändert werden, ohne dass dadurch die Entwicklungsfähigkeit des Eies im geringsten gestört wird. Hier ist zu nennen Druck und jede Behinderung des Eies sich der Schwerkraft nach genau einzustellen.

Um daher die Frage zu prüfen, ob von der Organisation der eben befruchteten Eizelle einzelne Stadien der Entwicklung, wie Lage der ersten Theilungsebenen im Ei, Form der Blastula und Gastrula, Lage des Nervenrohrs etc. beeinflusst werden, muss die Untersuchung unter normalen Bedingungen vorgenommen

werden. Die in dieser Arbeit angestellten Experimente können hierüber keine Auskunft geben, wie sie denn auch zu einem ganz anderen Zwecke angestellt wurden, zu dem Zwecke, zu zeigen, dass die abgeänderten Theilungsrichtungen die von Roux gelehrten, ursächlichen Beziehungen zur Organbildung nicht haben und dass alle daraus gezogenen Schlussfolgerungen nicht zu Rechte bestehen.

Indem ich in dieser Richtung die Ansichten von Roux bekämpfe, bin ich in anderer Beziehung weit entfernt, seinen Experimenten jede Bedeutung abzusprechen, nur ziehe ich andere Schlüsse aus ihnen. So scheint mir aus der Darstellung von Roux hervorzugehen, dass das Ei von Rana fusca einen, wenn auch weniger scharf ausgeprägten, bilateral symmetrischen Bau besitzt und dass deswegen in 75 Fällen die Medianebene des Embryo mit der Symmetrieebene des Eies 39 mal zusammenfiel. In seiner letzten Abhandlung kommt übrigens Roux dieser Auffassung schon selbst um einen Schritt entgegen, indem er bemerkt, „das Insectenei lässt schon vor der Befruchtung an seiner Gestalt drei Hauptrichtungen erkennen, welche der dorsalen und ventralen Seite sowie dem Kopfende und Hinterende und den lateralen Seiten entsprechen, so dass alle Hauptebenen des Embryo schon vor der Befruchtung bestimmt sind.“ Es hätte hier noch gleich der Satz hinzugefügt werden müssen, dass wenn am unbefruchteten Ei die Beziehungen schon vorhanden sind, dieselben nicht mehr durch den Process der Kerntheilung und Furchung hervorgerufen werden können. Hätte Roux diesen Schluss gezogen, so würde er vielleicht doch dann Bedenken getragen haben, anstatt dessen gleich den Satz folgen zu lassen: „Ich glaube, das angeführte Material dürfte genügen, um unzweifelhaft darzuthun, dass trotz der Zweifel O. Hertwig's solche feste Beziehungen zwischen den Hauptrichtungen des Embryo und den ersten Furchungsebenen des Eies und damit auch zwischen entsprechenden Abschnitten des Embryo und den Furchungszellen bestehen.“ Vielleicht würde Roux dann auch abweichende Angaben anderer Autoren nicht gleich als durch Versuchsfehler bedingte hingestellt sondern eher einen Zweifel über die Gültigkeit seines Gesetzes ausgesprochen haben. Anstatt dessen heisst es „Das abweichende Resultat von Th. Cornelius Clapp an Eiern von Batrachus Tau, in welchem von 33 Fällen die erste Furche nur 3 mal mit der

Medianebene zusammenfiel, hat schon Born auf die bei dem Versuche an diesen Eiern vorhandenen Fehlerquellen zurückgeführt."

Den Behauptungen von Roux gegenüber fasse ich meinen abweichenden Standpunkt noch einmal kurz dahin zusammen: Die Bildung der ersten Theilebene des Eies kann nicht die Ursache für die Ausbildung und Richtung der Medianebene des Embryo sein, erstens weil letztere und die Theilebene in vielen Fällen gar nicht zusammenfallen, und zweitens weil durch äussere Eingriffe sich die Uebereinstimmung, wo eine solche besteht, ohne jede Störung des normalen Entwicklungsverlaufes aufheben lässt. In den Fällen, wo eine Theilebene des Eies und die Medianebene des Embryo mehr oder minder annähernd zusammenfallen, ist die Ursache für dieses Zusammentreffen in einer beiden Erscheinungen gemeinsamen Ursache, in der von Anfang an gegebenen Organisation der Eizelle selbst zu suchen, welche sowohl auf die Stellung der Theilungsebenen als auch auf die Stellung der embryonalen Medianebene richtend wirkt. Das Ei ist gewissermaassen die feste Form, welcher sich der Embryo auf allen einzelnen Entwicklungsstadien anpassen muss.

In unseren Betrachtungen wurde ein grosses Gewicht gelegt auf die Vertheilung spezifisch leichterer und schwererer Substanz im Eiraum, welche sich nach den Gesetzen der Schwere richtet. Bekanntlich hat Pflüger auf die Rolle der Schwerkraft bei der Entwicklung zuerst die Aufmerksamkeit gelenkt. Wenn ich nun auch nicht die Schwerkraft in der ausgedehnten Weise, wie es der Bonner Physiolog angenommen hat, die Entwicklung beherrschen lasse, so erblicke ich doch immerhin in ihr einen wichtigen Factor, welcher auf die Massenvertheilung der Substanz in den ersten Entwicklungsstadien regulirend einwirkt, vornehmlich bei Eiern, die polar differenzirt sind und eine deutlich ausgeprägte bilateral symmetrische Organisation von Haus aus besitzen.

Da jedes spätere Entwicklungsstadium an ein vorausgegangenes anknüpft, so sucht sich die bilateral symmetrische Massenvertheilung der Substanz im Allgemeinen auch auf späteren Stadien so zu erhalten, wie sie schon im Ausgangsstadium gegeben war, solange nicht andere Factoren eine Aenderung nothwendig machen. Deutlich zeigt sich dies auch im Ablauf des Gastrulationsprocesses bei den Amphibieneiern. Wenn auch naturgemäss die Ursache der Gastrulation selbst

nicht in der Wirkung der Schwerkraft zu suchen ist, so bethätigt sich letztere doch in der besonderen Form, in welcher sich der Prozess im einzelnen Falle abspielt. Denn bei der Einstülpung, bei welcher es sich ja um eine Massenbewegung von Substanz handelt, wirkt die Schwerkraft stets so regulirend, dass jederzeit die Massentheilchen zu beiden Seiten der Symmetrieebene (Medianebene der Gastrula) im Gleichgewicht stehen, wie Querschnitte durch eine unter normalen Verhältnissen entwickelte Gastrula lehren. Hierbei erfährt bei freier Lage das Ei vom Beginn der Gastrulation an eine sehr regelmässige Drehung um eine Queraxe, welche senkrecht die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene des Embryo schneidet. Durch die Einstülpung wird der Schwerpunkt immer mehr von vorn nach hinten verlegt. In Folge dieser Drehung rückt dann auch die an der unteren Seite des Eies entstandene Anlage des Centralnervensystems allmählich an die obere Seite.

In überzeugender Weise gibt sich der Einfluss der Schwerkraft in einigen der von mir angestellten Experimente kund. Denn wurden die Eier gezwungen, sich bei umgekehrter Lage ihrer leichteren und schwereren Substanz zu entwickeln, so ging zwar die Embryonalentwicklung weiter vor sich, aber doch in einer durchaus gestörten Form. Anstatt das typische Bild eines Hufeisens (Taf. XXXIX, Fig. 8, 15, 31) zu zeigen, bot die Einstülpung unregelmässig gezackte Ränder dar (Taf. XL, Fig. 24). Im weiteren Fortgang war vor allen Dingen die bilaterale Symmetrie der embryonalen Formen vollständig gestört, indem der Dotter anstatt einer bauchständigen eine seitenständige Lage einnahm, und die Hälften des dorsalen Gewölbebogens (siehe die Erklärung auf Seite 710) sehr ungleich gross ausfielen, wie ein Blick auf die Querdurchschnitte (Taf. XLI, Fig. 24, 26) sofort zeigt. Ebenso bilden sich leicht asymmetrische Embryonen aus, wenn die Eier zwischen vertical gestellten Glasplatten comprimirt werden (Taf. XLI, Fig. 5 u. 8). Denn auch unter diesen Bedingungen können sich die Massentheilchen nicht unbehindert ihrer Schwere nach einstellen, da die comprimirten Seitenflächen des Eies den nicht unbedeutenden Reibungswiderstand an den Glasplatten zu überwinden haben.

Dritter Abschnitt.

Entwicklung von Eiern, bei denen eine der beiden ersten Furchungszellen zerstört wurde.

Zwei Forscher, Roux und Chabry (7) haben sich das Verdienst erworben, zum ersten Mal versucht zu haben die Frage zu lösen, was für ein Produkt die Entwicklung eines Eies liefert, bei welchem man eine der beiden ersten Furchungszellen oder auf dem Viertheilungsstadium ein, zwei oder drei Zellen zerstört hat.

Chabry stellte seine Experimente (1887) am Ei von Ascidiella aspersa an, indem er bestimmte Furchungszellen durch Anstechen mit feinsten Glasnadeln vernichtete.

Bald darauf hat Roux (33) entsprechende Experimente am Froschei ausgeführt und ihre Ergebnisse in seiner bekannten Abhandlung zusammengestellt: Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte.

Die Deutungen, welche Roux seinen Experimenten gab, und die Vorstellungen, zu welchen er auf Grund derselben vom Wesen des Entwicklungsprocesses geführt wurde, erfuhren bald darauf Widerspruch von Driesch (9) und von meiner Seite (19).

Diese Einwürfe hat wieder neuerdings Roux als unberechtigt darzustellen versucht, erstens in einem in der anatomischen Gesellschaft gehaltenen Vortrag (35) „Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies“ und zweitens in einer das früher Gesagte wiederholenden Abhandlung (36): Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen.“ Roux stützt sich hierbei vor allen Dingen darauf, dass seine einzelnen Experimente nicht widerlegt seien, und dass seine Gegner den von ihm ermittelten, sicheren Thatsachen nur theoretisches Raisonnement entgegen setzten.

Was die letztere Annahme betrifft, so ist dieselbe insofern nicht richtig, als sowohl Driesch wie ich von ganz bestimmten Thatsachen ausgegangen sind, und kann ich, die Annahme von Roux berichtigend, noch ausserdem hinzufügen, dass ich schon im Frühjahr 1892 vor Veröffentlichung meiner Rede mir durch Gegenexperimente über die Beweiskraft der von Roux ange-

stellten Versuche ein Urtheil zu bilden versucht habe und dass das Material, über welches ich jetzt berichte, zum grossen Theil aus jener Zeit stammt. Wenn ich damals auf dasselbe nicht näher eingegangen bin, so liegt dies daran, dass ich in einer sich mir darbietenden Festrede zwar meinen Standpunkt in einer im Fluss befindlichen Frage markiren wollte, das Einzelne dabei aber naturgemäss nicht berühren konnte. Aber wie gesagt, war schon damals zum Theil geplant und vorbereitet, was ich jetzt in ausführlicher Abhandlung den Fachgenossen vorlege.

Um die Frage zu prüfen, ob eine bestimmte Furchungszelle nur einen bestimmten Theil des Embryo zu liefern im Stande sei, wurden nach zwei verschiedenen Richtungen Experimente angestellt. Erstens wandte ich das Chabry-Roux'sche Verfahren an, die eine der beiden Theilhälften des Eies oder auf dem Viertheilungsstadium eine oder zwei Furchungszellen durch Anstechen zu zerstören. Zweitens bediente ich mich des galvanischen Stroms, um die Entwicklung bestimmter Theile des Eies zu vernichten.

Das Chabry-Roux'sche Verfahren ist an sich ein einfaches. Mit einer Stahl- oder Glasnadel gelingt es leicht, wenn dieselbe nur eine sehr feine Spitze hat, die Eihüllen zu durchbohren und eine bestimmte Zelle mit Sicherheit anzustechen. Beim Herausziehen der Nadel fliesst aus der Anstichsöffnung durch das verletzte Hautplasma Dottersubstanz in kleinerer oder grösserer Menge aus und bildet einen dem Ei ansitzenden Höcker (Extraovat von Roux). Ist die Zelle ganz durchbohrt worden, so entstehen an entgegengesetzten Stellen zwei solche ausgeflossene Dotterklümpchen. In Bezug auf das Resultat ist aber das Verfahren ein unsicheres. Denn wie schon Roux störend empfunden hat, entwickeln sich zuweilen die Zellen, trotzdem sie mehrfach mit der feinen Nadel angestochen worden sind und trotzdem sich grosse „Extraovate" gebildet haben, ganz normal. Roux hat daher, worin ich ihm ebenfalls gefolgt bin, vor dem Einstechen die Stahlnadeln an der Flamme erwärmt, wodurch er bessere Resultate erzielte. Aber selbst bei dieser Verbesserung war es mir nicht möglich, das Resultat des Eingriffes mit einiger Sicherheit voraus zu sagen. Auch Roux gibt für seinen Versuch an, dass „bei etwa 20 % der operirten Eier bloss die unversehrte Zelle den Eingriff überlebte, während die Mehrzahl ganz

zu Grunde ging und einige wenige, bei denen wohl die Nadel schon zu kalt gewesen war, sich normal entwickelten."

Bei dieser Unsicherheit der Methode muss man an einer grösseren Zahl von Eiern den Eingriff ausführen und unter diesen dann das Brauchbare sich zu genauerem Studium aussuchen. Zu den Anstichsversuchen wurden sowohl Eier von Rana fusca, als auch von Rana esculenta, hauptsächlich aber die ersteren benutzt. Einen, zwei, drei oder vier Tage nach der Operation wurden sie abgetödtet, einzeln von der Fläche untersucht und gezeichnet, dann, wenn es zu lohnen schien, in Schnittserien zerlegt. Die Befunde sind im Einzelnen sehr verschiedenartig. Aus zahlreichen Schnittserien sollen die lehrreichsten im Folgenden genauer beschrieben werden.

1. a) Das Keimblasenstadium (Taf. XLII).

Die Figuren 1 und 2 auf Taf. XLII zeigen uns zwei Durchschnitte durch eine Keimblase, desgleichen die Figuren 3 und 4 je einen Durchschnitt durch zwei weitere Eier desselben Stadiums. Alle 3 Keimblasen bestehen etwa zur Hälfte aus ungetheilter Dottermasse, die von der angestochenen Eihälfte abstammt und welche hier, wie auf allen übrigen Abbildungen, einen röthlichbraunen Farbton erhalten hat, damit der Unterschied zwischen unentwickeltem und entwickeltem Theil auf den ersten Blick scharf zu erkennen ist.

Die Zeichnungen sind ebenso wie alle folgenden nach der Stellung, welche die verletzte und die unverletzte Eihälfte nach einiger Zeit zu einander einnehmen, orientirt. Die in Zellen zerlegte Hälfte wird nämlich bald leichter, weil sich in ihr die Höhle der Keimblase und der Gastrula ausbildet, und kommt in Folge dessen nach oben zu liegen, während die ungefurchte Dottermasse sich nach abwärts senkt. Beide Hälften nehmen daher eine ähnliche Lage wie Keimscheibe und Nahrungsdotter meroblastischer Eier zu einander ein.

In allen 4 Figuren schliesst die in Zellen abgetheilte Hälfte des Eies eine Blastulahöhle ein, die entweder in einigen Fällen überall (Fig. 3) von Zellen umschlossen ist oder was häufiger der Fall ist, noch auf wenigen Schnitten an einer kleinen Stelle von der ungetheilten Dottermasse begrenzt wird (Fig. 2 und 4). Die Anordnung, Pigmentirung und das Grössenverhältniss der

Zellen in der Umgebung der Keimblasenhöhle ist zu beachten. Denn es finden sich in dieser Beziehung ganz charakteristische Verhältnisse, um den Formenwerth der Keimblase zu beurtheilen. So sehen wir auf allen Durchschnitten einen Theil ihrer Wand, der in den Figuren 1, 2 und 4 mehr nach links oben, und in Figur 3 nach rechts oben gekehrt ist, etwas verdünnt und aus den kleinsten und am stärksten pigmentirten Zellen gebildet, die zugleich fest und dicht aneinander schliessen. Von diesem Bezirk abgesehen sind die Zellen beträchtlich grösser, dotterreicher und unpigmentirt, liegen lockerer zusammen und bedingen einen in die Keimblasenhöhle vorspringenden Hügel. Mit einer normalen Keimblase verglichen würde der verdünnte Wandtheil als Decke, der grosszellige und an die ungetheilte Dottermasse angrenzende als ihr Boden zu bezeichnen sein.

Roux nennt die aus der fortgesetzten Furchung des halben Eies hervorgegangenen Formen eine Semiblastula. Sollen wir ihm in dieser Bezeichnung folgen? Wie eine solche, ganz streng genommen, aussehen müsste, können wir uns vorstellen, wenn wir auf einem verticalen Durchschnitt durch eine normale Keimblase uns eine Medianebene hindurchgelegt und die eine Hälfte durch ungetheilte Dottermasse ersetzt denken. Zwei Durchschnitte durch operirte Eier, welche Roux in seiner Abhandlung abbildete, bieten etwa einen solchen Anblick dar. Auf unseren Durchschnitten (Fig. 1—4) ist aber doch die Zellanordnung eine nicht unveränderte, indem die Keimblasenhöhle fast allseitig von Zellenlagen eingeschlossen ist. Auch die ungetheilte Dottermasse entspricht keiner Halbkugel, sondern grenzt mit einer welligen und unregelmässigen Contour an den zelligen Theil an; zwischen beiden ist auch gewöhnlich eine scharfe Abgrenzung nicht vorhanden. Beide Abschnitte gehören noch unmittelbar zusammen und lassen sich nicht von einander trennen.

Ich muss daher die Befunde in der Weise deuten, dass durch die Zerstörung der einen Eihälfte erstens die Entwicklung der andern wesentlich modificirt ist und dass zweitens die zerstörte Hälfte der unversehrten gegenüber in der weiteren Entwicklung die Rolle eines passiven Materials spielt, in ähnlicher Weise wie bei Eiern mit partieller Furchung der Nahrungs-Dotter ge-

genüber der Keimscheibe. Anstatt Semiblastulae sehe ich in den beschriebenen Bildungen nichts anderes als Keimblasen, in deren Wand ein bald mehr bald minder beträchtlicher Abschnitt durch eine nicht in Zellen zerlegte Substanz eingenommen ist.

Im Uebrigen bemerkt auch Roux, dass bei der Mehrzahl der von ihm mikrotomirten Keimblasen der Binnenhohlraum durch dichtgelagerte Zellen wohl abgegrenzt gewesen sei, so dass im Vergleich zum Morulastadium eine „nachträgliche Ordnung und dichte Zusammenschliessung der Zellen stattgefunden haben müsse." Die Blastulahöhle lag „einige Male ganz in der entwickelten Hälfte eingeschlossen" (Roux 33, Seite 14).

b) Das Gastrulastadium (Taf. XLII).

Eine Anzahl von Eiern, die theils am Beginn, theils am Ende des Gastrulastadiums sich befanden, wurde in Schnittserien zerlegt.

In Figur 5, welche aus einer ungetheilten und aus einer zelligen Hälfte besteht, ist der Beginn einer Einstülpung zu sehen, die nur durch wenige Lagen von grossen Dotterzellen von der unentwickelten Eimasse getrennt ist. Die zellige Hälfte ist schon aus einem äussern Keimblatt kleiner, pigmentirter Zellen und aus einer darunter gelegenen Masse grosser Dotterzellen zusammengesetzt. Eine Keimblasenhöhle scheint hier von Anfang an so gut wie gar nicht entwickelt worden zu sein, da sonst auf diesem Stadium noch eine Spur von ihr zu sehen sein müsste.

Ein weiter vorgerücktes Stadium zeigt Figur 6 (Taf. XLII). Bei Betrachtung des ganzen Eies von der Fläche (Taf. XLIV, Fig. 9) erkennt man noch die Ein- und Ausstichöffnung von der Nadel an der hervorgequollenen Dottersubstanz, die mit der Oberfläche durch einen Stiel verbunden einen grösseren und einen kleineren Höcker bedingt. Zwischen ihnen findet sich die Urmundeinstülpung (u) als eine hufeisenförmige Rinne, die nahe an der Einstichöffnung mit ihrem einen Ende beginnt und mit dem anderen nach der Ausstichsöffnung gerichtet und durch einen grösseren Abstand noch von ihr getrennt ist.

Ein Schnitt senkrecht zur hufeisenförmigen Rinne (Taf. XLII,

Fig. 6) überzeugt uns, dass schon eine kleine Urdarmhöhle entstanden ist. Ihre Decke besteht, wie bei einem normal sich entwickelnden Ei, aus den beiden primären Keimblättern, die an der Urmundlippe in einander umbiegen, ihr Boden aus Dotterzellen, in welche sich in einiger Entfernung von der Einstülpung ein Keil unentwickelter Dottersubstanz hineinschiebt. Dem Urmundrand entgegengesetzt an dem zur Kopfseite werdenden Theil des Eies liegt noch ein Rest der Keimblasenhöhle (k) und des Daches der Keimblase, welchem sich, da die Einstülpung erst seit kurzer Zeit begonnen hat, noch kein inneres Blatt angelagert hat.

Auf Schnitten, die von der Medianebene in der Serie weiter entfernt sind, nimmt die Masse des ungetheilten Dotters zu, während dann die kleine Urdarmhöhle aufhört.

Auf demselben Stadium der Einstülpung befindet sich das in Figur 13 abgebildete Ei. Dasselbe liess schon bei Betrachtung vom vegetativen Pol (Taf. XLIV, Fig. 11) einen Bezirk erkennen, in welchem die Dottersubstanz in Folge der Verletzung einer der beiden ersten Theilhälften nicht in Zellen zerlegt war. Ferner trat im entwickelten Theil an der vegetativen Fläche die Urmundeinstülpung als eine aussergewöhnlich grosse, hufeisenförmige Rinne (u) auf, deren beide Enden fast unmittelbar bis an den Rand des Zerstörungsfeldes heranreichten. Ein senkrecht zur Mitte der Urmundrinne geführter Schnitt (Taf. XLII, Fig. 13) zeigt den Urdarm in der Anlage begriffen. Eine Keimblasenhöhle wie in Figur 6 (Taf. XLII) ist nicht mehr vorhanden, wahrscheinlich weil sie von Anfang an nur wenig entwickelt war. In Folge dessen ist die ganze in Zellen zerlegte Hälfte des Eies von der dorsalen Urmundlippe an zweiblätterig. Dabei greift das äussere Keimblatt an dem vom Urmund abgewandten Rand eine grosse Strecke weit als ziemlich dicke, aus 2—3 Zellenlagen bestehende Schicht über die zerstörte Dottersubstanz herüber, so dass bei der Flächenbetrachtung (Taf. XLIV, Fig. 11) die durch die Nadel angerichtete Zerstörung viel geringer erscheint, als sie es in der That ist, zumal auch von den vegetativen Zellen sich einige über das Zerstörungsfeld herübergeschoben haben. Wahrscheinlich ist nahezu die ganze eine Eihälfte unentwickelt geblieben. Nach beiden Enden des Hufeisens zu schneidet die Einstülpung immer weniger tief in die Dottersubstanz ein, um schliesslich an der Oberfläche ganz seicht auszulaufen,

wie der bei stärkerer Vergrösserung abgebildete Querschnitt (Taf. XLII, Fig. 24) lehrt.

Bei vier anderen Eiern ist die Gastrulation schon weit vorgeschritten. Der Urdarm ist eine dem Durchmesser des Eies an Länge etwa gleichkommende Höhle, die bald eng und spaltförmig (Taf. XLII, Fig. 12, 14 u. 16), bald etwas weiter ist (Taf. XLII, Fig. 11). Die Decke der Urdarmhöhle, aus 2, zum Theil auch schon aus 3 Keimblättern zusammengesetzt, nimmt die halbe Kugeloberfläche des Eies ein und unterscheidet sich in Nichts von der Decke einer normal entwickelten Gastrula desselben Stadiums (Taf. XL, Fig. 23). Dagegen ist der Bodentheil und ebenso die Form des Urmunds in Folge des Eingriffs wesentlich verändert. Denn beim normalen Verlauf besteht der Boden der Gastrula (Taf. XL, Fig. 23) aus der Dottermasse, die nach Aussen vom äusseren Keimblatt überzogen ist. Die Urdarmhöhle ist namentlich nach dem Kopfende zu von ansehnlicher Weite. Hier dagegen (Taf. XLII, Fig. 11, 12, 14—16) ist der Boden der Gastrula erstens aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt, die in mehr oder minder zahlreichen Lagen übereinander liegen, und zweitens aus ungetheilter Dottermasse, die an manchen Stellen von dem Haufen der Dotterzellen mit einer scharfen Linie abschneidet, während an anderen Stellen die Grenze weniger scharf markirt ist. An der ganzen, den Boden der Gastrula ausmachenden Eihälfte ist es nicht zur Bildung eines äusseren Keimblattes gekommen. Den grössten Theil der Oberfläche nimmt die zerstörte Dottersubstanz ein. Mit derselben hängt in Figur 16 ein ansehnliches, an der Einstichstelle ausgetretenes Dottergerinnsel zusammen. In Figur 14 erscheint auf dem abgebildeten Durchschnitt nur wenig Dottermasse zerstört zu sein, die Zerstörung erweist sich aber doch viel umfangreicher sowohl beim Studium der ganzen Schnittserie, als auch bei der Flächenbetrachtung des Eies (Taf. XLIV, Fig. 10). Es breitet sich nämlich die unentwickelt gebliebene Substanz zu beiden Seiten der Medianebene, welcher der abgebildete Durchschnitt angehört, weiter aus.

Bei allen noch auf dem Stadium der Gastrula befindlichen Eiern tritt eine Erscheinung hervor, welche ausdrücklich hervorgehoben zu werden verdient. Zwischen der Urmundrinne und dem an der Oberfläche zu Tage tretenden Bezirk der zerstörten Dottersubstanz liegt ein bald kleineres bald grösseres Feld,

das aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt ist. (Taf. XLII, Fig. 11, 12, 14—16, Taf. XLIV, Fig. 10, 11.) Es begrenzt den Eingang in den Urdarm ventralwärts und setzt sich in die am Boden desselben befindliche Dottermasse fort. Es entspricht dem Rusconi'schen Dotterpfropf normal entwickelter Eier. (Taf. XL, Fig. 23.)

Was endlich die Form des Urmunds anbetrifft, so müsste bei einem so weit vorgerückten Stadium der Gastrulation, wie es in den beschriebenen Fällen vorliegt, die Urmundrinne sich schon normaler Weise zu einem mehr oder minder weiten Ring geschlossen haben, der den Rusconi'schen Dotterpfropf umschliesst. Hier ist das nicht möglich gewesen und hat die Entwicklung einer ventralen Urmundlippe noch unterbleiben müssen, weil die Enden der Urmundrinne auf den zerstörten Dotterbezirk stossen und dadurch an ihrer Vereinigung vorläufig gehindert worden sind. (Taf. XLIV, Fig. 10 u. 11.)

Zu besonderen Bemerkungen geben noch die Figuren 15 und 16 und Figur 12 (Taf. XLII) Veranlassung.

Die Figuren 15 und 16 sind Durchschnitte, die nicht genau parallel zur Medianebene geführt, sondern in schräger Richtung von ihr etwas abgewichen sind. So erklärt es sich, dass auf der Figur 16, einer der mittleren Schnitte der Serie, sowohl Eingang als hinteres Ende des Urdarms getroffen ist, so dass man ihn für einen Medianschnitt ausgeben könnte. Auf dem mehr seitlich liegenden Schnitt Fig. 15 ist dagegen nur der Grund des Urdarms getroffen, so dass man versucht sein könnte, das Bild für einen Querschnitt durch eine Gastrula zu halten.

In Figur 12 ist erwähnenswerth, dass sich an der Grenze der zerstörten und der entwickelten Eihälfte noch ein Rest der Keimblasenhöhle (k) erhalten hat.

Genaue Querschnitte durch zwei Eier, die sich auf einem noch nicht allzu weit vorgerückten Stadium der Gastrulation befinden, bieten uns die Figuren 9 und 10 (Taf. XLII). Die Schnitte sind zugleich in der Richtung geführt, in welcher die Nadel die eine Eihälfte durchbohrt hat. Sehr schön erkennt man dies an Figur 10, in welcher gerade die beiden vis à vis gelegenen Stichöffnungen mit je einem Hügel ausgetretenen Dotters vom Schnitt getroffen sind.

In beiden Figuren besteht die eine nach abwärts gekehrte

Hälfte jedes Eies aus zerstörter, die andere aus entwickelter Eisubstanz. In letzterer ist der Querschnitt durch die Urdarmhöhle zu sehen, welche in Figur 9 etwas geräumiger, in Figur 10 dagegen sehr klein ist. Ihre Decke ist aus 2 Keimblättern deutlich zusammengesetzt, ihr Boden von grossen Dotterzellen gebildet, welche noch ventralwärts an die zerstörte Eihälfte angrenzen.

Aehnliche Befunde würden die Eier, welche den Sagittalschnitten der Figuren 11, 12, 14—16 gedient haben, auf Querschnitten geliefert haben, nur dass bei ihnen der Gastrulationsprocess etwas weitere Fortschritte gemacht hat, und dass daher die Urdarmhöhle mehr nach links und rechts ausgedehnt erscheinen würde.

Von Figur 10 ist noch dreierlei als erwähnenswerth hervorzuheben, erstens dass ein Zerfall in Zellen theilweise auch an dem einen Hügel ausgetretener Dottersubstanz erfolgt ist, zweitens, dass einen Theil der gesunden Eioberfläche eine dünne Schicht zerstörter Substanz überzogen hat, welche von der Einstichsöffnung aus eine Strecke weit in den Zwischenraum zwischen Ei und Dottermembran hineingeflossen ist, und drittens, dass an der entgegengesetzten Durchstichsöffnung eine dünne Schicht pigmentirter Zellen von der entwickelten Eihälfte aus über die unentwickelte Hälfte hinübergewachsen ist.

Die Anstichmethode habe ich auch mit der Compressionsmethode combinirt zur Anwendung gebracht. Wenn die zwischen horizontalen Objectträgern nur wenig gedrückten Eier sich zweigetheilt hatten, wurde eine Theilhälfte mit der Nadel durchstochen. Nach 2 Tagen wurden die Eier, die sich jetzt auf dem Gastrulastadium befanden, zur Härtung eingelegt.

Bei einem Ei scheint sich in der zelligen Hälfte keine Blastulahöhle gebildet zu haben (Taf. XLIII Fig. 6), denn die Einstülpung, welche auf dem Durchschnitt als ein feiner Spalt erscheint, dringt in eine compakte Zellenmasse, an welcher sich eine Sonderung in 2 Keimblätter nicht erkennen liess.

Bei den andern Eiern, von denen Durchschnitte angefertigt wurden, sind die Keimblätter, wie in Figur 7, die als Beispiel dienen möge, gut ausgeprägt. Die in grösserer Ausdehnung vorhandene Urdarmhöhle ist ringsum von Zellen eingeschlossen. Sie mündet an der nach unten gekehrten Fläche des Eies mit einer Rinne aus, die nach rechts von dem Einstülpungsrand der

Urmundlippe, nach links von grosszelliger Dottermasse begrenzt wird. An letztere schliesst sich noch weiter nach links die Substanz der zerstörten Eihälfte an. Die verdünnte, hier nach rechts und unten gelegene Wand der Gastrula, an welcher sich im nächsten Stadium Rückenmark und Chorda anlegen müssen und welche in den Figuren 9—12 u. 14—16 (Taf. XLII) als Decke des Urdarms beschrieben wurde, ist in 3 Keimblätter deutlich gesondert. Bei der Flächenbetrachtung des Eies (Taf. XLIV, Fig. 3) sieht man an ihrer äusseren Oberfläche die Rückenrinne und Medullarplatte schon etwas ausgeprägt. Die andere nach links gekehrte Wand der Gastrula, welche ich in den früheren Beschreibungen als ihren Boden bezeichnet habe, besteht nur aus dem Haufen grosser Dotterzellen und aus der sich anschliessenden Substanz der zerstörten Eihälfte. In diesem ganzen Bereich fehlt noch ein äusseres Keimblatt.

Die Abweichungen, welche zwischen den Figuren 6 u. 7 (Taf. XLIII) einerseits und den Figuren 11—16 (Taf. XLII) andererseits in der Form und Anordnung der Theile bestehen, sind lediglich durch die Compression zwischen horizontalen Platten veranlasst. Dagegen führen beide Versuchsreihen, in Bezug auf die Wirkung, welche die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen auf die Entwicklung des überlebenden Theils hervorruft, zu ein und demselben allgemeinen Ergebniss, zu dessen Erörterung wir uns jetzt wenden wollen.

Nach der Hypothese von Roux soll man durch die Zerstörung einer Hälfte des Eies eine Halbgastrula erhalten. Dieselbe soll verschieden ausfallen, je nachdem man eine zur Seite der ersten Furchungsebene gelegene Hälfte oder den vor der zweiten Furchungsebene oder den hinter ihr gelegenen Theil des Eies entwicklungsunfähig gemacht hat. Roux unterscheidet die 4 möglichen Modifikationen, die man auf diese Weise erhalten soll, als linke oder rechte seitliche, als vordere oder hintere Semigastrula (Semigastrula lateralis, S. anterior u. S. posterior). Den beiden ersten soll die rechte oder linke Hälfte, der dritten das hintere Ende und der vierten das Kopfende fehlen.

Machen wir uns einmal klar, wie diese 4 Arten von Halbbildungen entstehen und aussehen müssten. Was die Semigastrulae laterales betrifft, so würde an dem ventral gelegenen, halben Dotterfeld der entwickelten Hälfte eine Einstülpung entstehen,

beginnend an der Ebene, mit der sie an die ungetheilte Dottermasse anstösst (Taf. XLIV, Fig. 15), und würde sich von hier der Peripherie des Dotterfelds entlang ausdehnen und die Form eines halben Hufeisens annehmen müssen. Die so entstandene Urmundlippe müsste dann einerseits vorn nach der Medianebene vorwachsen, wo sie anstatt der Urmundlippe der anderen Seite die ungetheilte Dottermasse trifft, und würde hier mit letzterer verschmelzen oder mit freiem Rand aufhören. Es kann zu keiner wirklichen Urmundnaht kommen, da der entsprechende Partner fehlt. Die spätere dorsale Wand der Gastrula und die Urdarmhöhle ist nur zur Hälfte vorhanden. Das Charakteristische einer solchen Missbildung würde man allein auf einer Querschnittserie erkennen können, doch würde sich die Diagnose auch an einer Längsschnittserie stellen lassen auf dem Wege geistiger Reconstruction des Gastrulakörpers.

Unter den von mir geschnittenen Eiern befindet sich kein einziges, welches ich in diesem Sinne als seitliche Halbgastrula deuten könnte. Bei allen ist die ganze spätere Rückenwand der Gastrula vorhanden, so dass, wenn es zur Entstehung der Medullarwülste gekommen wäre, sich sowohl ein linker wie ein rechter Medullarwulst nach meiner Beurtheilung hätte bilden müssen.

Ob die in der Abhandlung von Roux beschriebene Semigastrula lateralis eine solche wirklich ist, bezweifele ich. Wie Roux selbst mittheilt, hat er „unter den mikrotomirten Eiern nur über drei wirklich der Gastrulastufe entsprechende Halbbildungen verfügt." Ausserdem bemerkt er über diese Halbbildungen, dass „es ausserordentlich schwer sei, die bezüglichen Gestaltverhältnisse bei der äusseren Betrachtung genau genug wieder zu erkennen, um beurtheilen zu können, ob man eine seitliche, vordere oder hintere Semigastrula vor sich hat." Roux selbst bildet nur einen einzigen Schnitt ab, von dem er angibt, dass man geneigt sein könnte, ihn auf einen Medianschnitt durch eine Semigastrula anterior zu beziehen, aber er fügt hinzu: „Da indess die Schnittrichtung nicht rechtwinklig zur Abgrenzungsebene der entwickelten und der unentwickelten Hälfte, sondern ihr fast parallel geführt war, und da die Dorsalplatte fast in ganzer Länge vorhanden ist, so erweist sich das Bild doch als Durchschnitt durch eine Semigastrula lateralis."

Wir wenden uns zu der Semigastrula anterior von

Roux. Zur Bildung derselben soll das Zellmaterial dienen, das von den, vor der 2ten Theilebene gelegenen Zellen abstammt, wenn die auf der entgegengesetzten Seite befindlichen abgetödtet worden sind. Nach Ablauf des Blastulastadiums würde sich zunächst eine normale, hufeisenförmige Urmundrinne bilden. Dieselbe würde sich in der Peripherie der gesunden Hälfte des Dotterfeldes nach hinten vergrössern. Gleichzeitig würden die Urmundlippen von links und rechts über das Dotterfeld nach der Medianebene vorwachsen, in der Urmundnaht von vorn nach hinten verschmelzen und so das Feld erzeugen, auf dem sich von vorn beginnend Chorda und Nervenplatte später anlegen. Der Process würde solange ungestört vor sich gehen, bis der Urmundrand bei seiner Vergrösserung und Verwachsung auf die zerstörte Dottermasse der hinteren Eihälfte stösst, wo er nun nicht mehr das bei normaler Entwicklung hier vorräthige Zellenmaterial trifft. Soll der Urmundrand jetzt noch weiter wachsen und die Embryonalanlage nach hinten vergrössern, so kann dies nur geschehen entweder durch Vermehrung des in ihm selbst gelegenen Zellmaterials durch Theilung oder dadurch, dass das Zellmaterial der entwickelten Hälfte aus der seitlichen Umgebung zu seiner Verwendung herbeigezogen wird.

Können wir bei einer in der angedeuteten Weise entstandenen Bildung von einer Semigastrula anterior sprechen? Darunter könnte man doch bloss — leider hat Roux keine Definition der von ihm neu eingeführten Bezeichnung gegeben — eine Gastrula verstehen, der die hintere Hälfte fehlt. Das hintere Ende einer Gastrula ist aber stets charakterisirt durch den Besitz des Einstülpungsrandes und der Urmundöffnung. So lange eine solche vorhanden ist, besitzt eine Gastrula auch ihr hinteres Ende. Eine vordere Halbgastrula kann man nach meiner Meinung nur erhalten, wenn man einige Zeit nach Beginn der Gastrulation das hintere Ende mit der Urmundöffnung wegschneidet oder in einer anderen Weise zerstört und so einen Defektrand mit seinen weiteren Folgen für die nächste Entwickelung schafft. Ich wüsste nicht, in welcher anderen Weise man den Einstülpungsrand, nachdem er sich einmal gebildet hat, wieder entfernen könnte. Denn wenn es überhaupt möglich wäre, durch Zerstörung von bestimmten Furchungszellen die Anlage eines Urmundrandes zu verhindern, so würde man damit auch die Möglichkeit der Ent-

stehung einer vorderen Halbgastrula zerstört haben, da sie an die Entstehung eines Urmundrandes gebunden ist. Die künstliche Erzeugung einer Semigastrula anterior auf dem Viertheilungsstadium würde mit einem Wort einen Eingriff voraussetzen, der zur Folge hat, dass zwar eine Zeit lang ein Urmundrand sich bildet, dann aber wieder zerstört wird.

Sind diese Erwägungen richtig, so kann ein Zweifel bei der Beurtheilung der mitgetheilten Präparate nicht aufkommen. An allen Eiern, die bei Betrachtung von der Fläche und auf Schnittserien untersucht wurden, war auch in Fällen, wo der Gastrulationsprozess schon sehr weit vorgeschritten war, ein Urmundrand in grösserer Ausdehnung vorhanden. Es fehlte der Gastrula daher nicht das hintere Ende, von welchem normaler Weise das weitere Wachsthum des Körpers unter Bildung neuer Körpersegmente ausgeht. Auch in dem Roux'schen Fall, den er für eine Semigastrula lateralis deutet, und von dem er meint, dass man ihn auch leicht für eine Semigastrula anterior ansehen könnte, ist ein sogar besonders zellenreich entwickelter Urmundrand vorhanden.

Fasse ich dieses Alles zusammen, so kann ich die von mir beschriebenen Bildungen weder für seitliche noch für vordere Halbgastrulae halten.

Es bleiben daher nur noch die hinteren Halbgastrulae übrig, deren Entstehung nicht minder an ganz ausserordentliche Bedingungen geknüpft sein müsste. Denn da die vordere Gastrulahälfte zeitlich am frühesten durch Einstülpung entsteht und die hintere sich nur im Anschluss daran durch Fortsetzung der einmal gebildeten Einstülpung nach hinten entwickelt, so würde es sich bei dem Zustandekommen hinterer Halbgastrulae um die sonderbare Erscheinung handeln, dass ein in seinem Beginn unmöglich gemachter Entwicklungsprozess doch in seinem weiteren Fortgang ermöglicht ist, oder dass der Anfang der Einstülpung fehlt, ihr Weiterwachsthum nach hinten aber stattfindet.

Im concreten Fall beim Froschei müsste in der zerstörten vorderen Hälfte des Eies die Bildung der hufeisenförmigen Urmundrinne und ihre Vergrösserung nach hinten unterbleiben, dagegen müsste an den Stellen, wo sonst im Anschluss an den

vorn entstandenen Urmundrand die Einstülpung sich nach hinten fortsetzt, also links und rechts an der Peripherie der hinteren Hälfte des Dotterfeldes (Taf. XLIV, Fig. 17) je eine Einstülpung sich neu bilden und sich allmählich nach rückwärts ausdehnen, während die zuerst entstandenen Einstülpungsränder nach der Medianebene vorrücken und in der Urmundnaht verwachsen. So würde ein Urdarm entstehen, der nach dem zerstörten Dotter zu geöffnet ist, und nach hinten schliesslich durch einen kleinen Blastoporus ausmünden würde.

Niemals habe ich eine solche Bildung gesehen, jedenfalls gehören die von mir oben beschriebenen Formen auch nicht in diese Categorie. Auch Roux gibt an, „von den entsprechenden hinteren Halbbildungen habe ich keine sicheren Exemplare. Eine der vier aufgehobenen Semigastrulae ist vielleicht wegen der Dicke und Kürze der Urmundslippe als eine Posterior anzusprechen.“ Warum Roux auf letzteres Moment einen Werth legt, ist mir nicht recht ersichtlich, da es zur Feststellung der Diagnose doch nur auf das Fehlen des vor den Urmundlippen gelegenen Körpertheils (des Gastrulagrundes) ankommt.

Wenn somit die durch Verletzung einer Furchungskugel erhaltenen Entwickelungsformen sich weder als Semigastrulae laterales, noch als S. anteriores oder posteriores im Sinne Roux's deuten lassen, in welcher Weise müssen sie dann bezeichnet werden? Ich sehe in ihnen nichts anderes als Gastrulae, die in abweichender und mehr oder minder gestörter Weise entwickelt sind. Die Ursache aber, welche die gestörte Entwickelung hervorgerufen hat, ist der Dotter, der neben der zur Gastrula sich umwandelnden, zelligen Eihälfte im Eiraum noch vorhanden und theils durch den äusseren Eingriff zur Gerinnung gebracht und abgetödtet, theils aber auch noch leidlich in seiner ursprünglichen Beschaffenheit erhalten ist, wie er denn hier und da nachträglich in Zellen zerlegt worden ist. Dieses geschädigte Dottermaterial ist an die sich entwickelnde Eihälfte dicht angepresst, ja geht stellenweise continuirlich in sie über und übt auf den Entwickelungsgang einen ähnlich modificirenden Einfluss aus, wie bei den meroblastischen Eiern der Nahrungsdotter auf

den sich zum Embryo umbildenden Theil. Die zerstörte Substanz nimmt später die ventrale und hintere Gegend der Gastrula ein und ist die Ursache, dass in diesem ganzen Bereiche ein äusseres Keimblatt fehlt. Wenn die nicht in Zellen zerlegte Dottermasse aus der Eihülle hätte ganz entfernt werden können, so würde die aus der überlebenden Hälfte entstandene Gastrula den Defect im äusseren Keimblatt nicht aufweisen, mit anderen Worten, wir würden eine Gastrula wie in den Experimenten von Driesch erhalten haben, die sich lediglich durch eine geringere Grösse von einer normalen Froschgastrula unterscheiden würde.

c) Spätere Embryonalstadien.

Einige von den Eiern, die auf dem Zweitheilungsstadium verletzt worden waren, wurden bis zur Anlage des Centralnervensystems und der Chorda weiter gezüchtet. Sie ergänzen und vervollständigen das Bild, welches uns das Studium des Gastrulationsprocesses geliefert hat. Sie sollen nach Unterschieden, die sie uns darbieten, in 3 Gruppen gesondert besprochen werden.

Erste Gruppe.

Die Figuren 7 und 8 (Taf. XLIV) geben uns die dorsale und ventrale Ansicht von einem Ei, von welchem sich etwa zwei Drittel der Substanz zu einem Embryo entwickelt haben, der Rest dagegen zerstört und unentwickelt geblieben ist. Der entwickelte Theil hat die Hirnplatte in regelmässiger Weise ausgebildet (Fig. 7). An diese schliesst sich die Medullarplatte an, die auf beiden Seiten nicht gleichmässig ausgeprägt ist; denn auf der einen Seite erhebt sich ein deutlicher Medullarwulst, während ein solcher sich auf der anderen Seite von vorn nach hinten abflacht und allmählich ganz verliert. Wo nach hinten die Embryonalanlage aufhört und an den ungetheilten Dotter angrenzt, findet sich eine Einstülpung, die in den Darm des Embryo führt, ein Rest des Urmunds (Fig. 7 und 8u). Von dieser Stelle abgesehen, grenzt der entwickelte an den unentwickelten Theil, der an der Oberfläche als ein kreisförmiges Feld zu bemerken ist, mit scharfer Linie unmittelbar an (Fig. 8).

Einen ähnlichen Befund gewährt uns ein zweiter Embryo, bei welchem indessen die Nervenplatte kürzer, aber auf beiden Seiten ganz symmetrisch ausgebildet ist (Taf. XLIV, Fig. 4). Auch hier findet sich an dem hinteren Ende ein Rest der Urmundeinstülpung, während sonst der zerstörte Dotter und der zellige Abschnitt unmittelbar an einander angrenzen.

Einer Querschnittsserie durch den ersten Embryo (Taf. XLIV, Fig. 7 und 8) sind die drei Figuren 18—20 (Taf. XLII) entnommen. Figur 20 geht durch das Kopfende, welches ganz aus entwickelter Substanz besteht. Man sieht die von Dotterzellen umgrenzte, unregelmässig geformte Kopfdarmhöhle, über ihrer Decke den kreisförmigen Querschnitt der Chorda, zu beiden Seiten derselben mittleres Keimblatt, das sich eine Strecke weit nach abwärts von der zelligen Dottermasse abgrenzen lässt. Ueber der Chorda bemerkt man die Medullarrinne, die auf der einen Seite von einem normal gebildeten, sich über die Oberfläche erhebenden Medullarwulst abgegrenzt ist, während ein solcher auf der anderen Seite in der Entwickelung zurückgeblieben ist.

Der zweite Schnitt (Fig. 18) gehört etwa dem hinteren Drittel der Anlage an und besteht zum grössten Theil aus zerstörter Dottermasse, die einige grössere Vacuolen und kleinere Kernbläschen einschliesst. In der entwickelten Substanz liegt eine kleine, spaltförmige Darmhöhle, nach unten begrenzt von einem kleinen Haufen Dotterzellen, der in den unentwickelten Dotter wie ein Keil eine Strecke weit einschneidet. Ueber der Darmhöhle folgt die Chorda, die sich nach oben und seitlich scharf von ihrer Umgebung absetzt, nach unten aber mit dem Darmdrüsenblatt noch zusammenhängt, wie es für ein bestimmtes Entwicklungsstadium der Chorda characteristisch ist. Die Medullarplatte ist auf der einen Seite zu einem niedrigen Wulst erhoben, während sie auf der anderen Seite flach ausläuft. Vom derart differenzirten Rückentheil des Embryos setzt sich nun rechterseits eine zellige Schicht als Ueberzug über den ungetheilten Dotter bis zur ventralen Seite und noch eine Strecke weit über dieselbe auf die andere Seite hinweg. Dieselbe ist in der oberen Hälfte im Anschluss an den Rückentheil des Embryo in äusseres und mittleres Keimblatt gesondert, von welchen sich letzteres durch einen Spalt vom ungetheilten Dotter absetzt. Ventralwärts liegen Dotter und zelliger Ueberzug dicht an ein-

ander. Auf der linken Seite hört die Embryonalanlage in geringer Entfernung von der Medianebene auf und lässt hier den unentwickelten Dotter frei zu Tage treten. Die Medullarplatte biegt hier in eine kleinzellige Masse um, die dem Dotter dicht anliegt.

Der dritte Schnitt endlich (Fig. 19) hat das hinterste Ende der Embryonalanlage getroffen. Dieselbe ist jetzt nur noch auf der einen Seite vorhanden und besteht aus einem kleinzelligen Wulst, der durch einen engen Hohlraum von der unten liegenden Dottermasse getrennt ist. Der Wulst entspricht morphologisch einer Urmundlippe, wie sich denn auch der unter ihm gelegene Hohlraum nach vorn in den Darmraum des Embryo fortsetzt. Nach abwärts vom Wulst ist die eine Seite des Dotters von einem zelligen Ueberzug bedeckt, der wieder in mittleres und äusseres Keimblatt gesondert ist. Wegen der ungleichen Entwickelung der linken und rechten Embryonalhälfte, von denen die eine der unentwickelten Substanz näher anliegt, hat die Urmundlippe der anderen Seite schon früher aufgehört und ist daher nicht mehr getroffen. Vergleiche Fig. 19, Taf. XLII mit Fig. 7, Taf. XLIV.

Ein Seitenstück zu der eben beschriebenen Bildung bietet der in Fig. 12 (Taf. XLIV) abgebildete Embryo, der Hirn- und Medullarplatte erkennen lässt. Die Medullarwülste sind wieder auf beiden Seiten ungleich entwickelt. Am hinteren Ende der Medullarplatte ist wieder ein Urmundrest (u) als querer Schlitz deutlich zu beobachten, begrenzt nach hinten von einer Insel zelligen Dotters, die von einem Halbring zerstörter Dottersubstanz eingeschlossen ist.

Auf einem Querschnitt, der etwa durch die Mitte des Embryos hindurchgelegt ist (Taf. XLIII, Fig. 8), ist die Chorda und über ihr die Medullarplatte getroffen, die sich auf der einen Seite zum Medullarwulst erhebt, auf der anderen Seite dagegen ohne Erhebung in das Ectoderm fortsetzt und nur durch grössere Länge der Zellen von ihm zu unterscheiden ist. Die Darmhöhle ist geräumig, aber asymmetrisch beschaffen, insofern der grösste Theil der Dottermasse anstatt ventralwärts, in einer Seitenhälfte angehäuft ist. Hier findet sich schon nach aussen von den grossen Dotterzellen zerstörte Dottersubstanz, die eine sehr grosse Vacuole und mehrere kleinere einschliesst. An der Oberfläche ist sie indessen an dieser Stelle noch nicht sichtbar, weil sie von einer dünnen, pigmentirten Zellenschicht, dem Ectoderm, über-

zogen ist. Auf der entgegengesetzten Seite ist zwischen äusserem und innerem Keimblatt das mittlere deutlich gesondert.

Der zweite Schnitt (Fig. 2) geht durch die Gegend, wo die Medullarplatte nicht mehr differenzirt ist und äusseres und inneres Keimblatt zu einer Zellmasse verschmelzen, die den Eingang in die Darmhöhle von oben bedeckt und daher als Urmundlippe zu deuten ist. Die untere Wand des kleinen spaltförmigen Urdarmes bilden nur drei Lager von Dotterzellen, auf welche dann zerstörte Dottermasse folgt. Dieselbe schiebt sich am hinteren Ende des Embryos wie ein Band von der rechten Seite, wo sie schon in Fig. 8 angetroffen wurde, jetzt auch nach links herüber. Nach rechts liegt sie, eine kleine von Ectoderm überhäutete Strecke ausgenommen, frei zu Tage, links ist sie in derselben Weise, wie auf dem zuerst beschriebenen Schnitt rechts, von einer Ectodermschicht überzogen. Der Hohlraum in ihrem Innern ist noch grösser geworden, wie auch auf dem gleich zu besprechenden, dritten Schnitt und wird ventralwärts eine Strecke weit von grossen Dotterzellen begrenzt. Er scheint mir von der Keimblasenhöhle abzustammen, welche in Folge des gestörten Entwickelungsganges nicht verdrängt worden ist.

Der dritte Schnitt (Fig. 9) endlich liegt nach hinten von der dorsalen Urmundlippe und geht durch die bei der Oberflächenansicht des ganzen Embryos (Taf. XLIX, Fig. 12) schon erwähnte Dotterinsel hindurch, welche noch eine von vorspringenden Lippen eingefasste Grube zeigt, die nach vorn in die Urdarmhöhle übergeht. Wie rechts ist hier auch theilweise links die zerstörte Dottermasse von Ectoderm entblösst.

Von einem anderen Embryo, der 4 Tage alt war, sind in den Figuren 7 und 8 (Taf. XLII) 2 Schnitte wiedergegeben, der eine durch den Kopftheil, der andere durch die Mitte des Rumpfes. Auf dem ersteren (Fig. 7) ist die Hirnanlage im Verschluss zum Rohr begriffen. Die Kopfdarmhöhle stellt nur einen schmalen Spalt dar. Die ganze untere Hälfte des Schnittes wird von der zerstörten, mit kleinen Vacuolen versehenen Dottersubstanz eingenommen, die nach oben an den in Zellen zerlegten Dotter angrenzt. Auf dem anderen Schnitt (Fig. 8) liegt unter dem im Verschluss begriffenen Rückenmarksrohr der runde Querschnitt der Chorda, links und rechts begrenzt von dem in Ursegmente sich sondernden, mittleren Keimblatt. Der übrige Theil

des Querschnitts besteht aus Dotter, der in Zellen zerlegt ist mit Ausnahme von 2 kleinen, zu beiden Seiten gelegenen Bezirken, wo sich die im ersten Schnitt beschriebene zerstörte Dottersubstanz noch eine Strecke weit, jetzt in 2 Streifen getrennt, nach hinten fortsetzt.

Auch von den zwischen Glasplatten gepressten Eiern, bei denen eine Furchungszelle angestochen wurde, hatte sich ein Ei bis zum Verschluss des Nervenrohrs entwickelt (Taf. XLII, Fig. 23). Der abgebildete Schnitt hat die Stelle des Hirnrohrs getroffen, aus dessen Seitenwandungen sich die Augenblasen ausgestülpt haben. Die zertörte Dottersubstanz nimmt die Bauchseite ein. An dieser Stelle fehlt äusseres und mittleres Keimblatt und der in Zellen zerlegte Nahrungsdotter geht unmittelbar in die ungetheilte Substanz über, die an der Anstichsstelle nach aussen hervorgequollen ist. —

Da die Zerstörung einer Eihälfte durch die Nadel unsicher und immer mit einem grösseren Austritt von Dottersubstanz verknüpft ist, suchte ich, wie schon auf Seite 665 erwähnt wurde, noch nach einer anderen Methode und fand eine solche in der

Anwendung des galvanischen Stromes zur Zerstörung von Theilen des Eies.

Die Versuche wurden an Eiern von Rana esculenta vorgenommen. Leider mussten dieselben schon gleich nach ihrem Beginn abgebrochen werden. Denn von mehreren in Gefangenschaft bereit gehaltenen Weibchen lieferte mir kein einziges mehr brauchbares Material. Einige hatten ganz abgelaicht, bei anderen waren die der Gebärmutter entnommenen Eier überreif, was sich schon vor der Befruchtung in der veränderten Vertheilung des Pigmentes, noch mehr aber einige Zeit nach Zusatz des Samens bemerkbar machte. So muss ich mich vor der Hand mit der Beschreibung von 3 Eiern begnügen.

Zum Experiment verwandte ich die für Beleuchtungszwecke eingerichtete, starke Stromleitung des Instituts, welche durch eingeschaltete Widerstände und durch einen Rheostat in beliebiger Weise abgeschwächt werden konnte. Die beim Versuch benutzte Stromstärke wurde durch ein Galvanometer bestimmt. Die Frosch-

eier wurden, nachdem sie sich zweigetheilt hatten, einzeln auf einen Objectträger aufgesetzt. Zwei mit feinen Spitzen versehene Stahlnadeln wurden als Electroden benutzt. Sie waren so mit einander verbunden, dass ihre Spitzen durch einen Abstand, der geringer als der Durchmesser der Eier war, von einander entfernt waren. Die beiden Electroden wurden der Oberfläche einer Eihälfte möglichst dicht genähert, indem sie durch die Gallerte bis auf die Dotterhaut eingestochen wurden, ohne aber das Ei selbst zu verletzen. Dann wurde einige Secunden lang entweder ein constanter galvanischer Strom von 0,3 Ampère durch die zwischen das Electrodenpaar eingeschaltete Eistrecke hindurchgesandt, oder es wurde vermittelst eines Stromwenders in derselben Zeit die Stromrichtung rasch hintereinander 3—4 mal gewechselt. Sofort beim Schliessen des Stroms bildeten sich in Folge eintretender Electrolyse einige Gasbläschen. An einigen Eiern konnte man schon kurze Zeit nach Beendigung des Experiments an der von den Electroden berührten Stelle eine Verfärbung des Pigments, eine Aetzstelle (α) wahrnehmen, die sich auch später erhielt und selbst noch an conservirten Eiern zu erkennen war. (Taf. XLIV, Fig. 1 u. 2a, Taf. XLII, Fig. 22.)

Als die Eier am dritten Tage nach der Befruchtung abgetödtet wurden, liessen sie die ersten Andeutungen einer Anlage der Medullarplatte erkennen.

In Figur 5 Taf. XLIV ist etwa ein Drittel der Eisubstanz nicht in Zellen zerlegt. Die unentwickelte Masse liegt an der Ventralseite und dem hinteren Ende des Embryo. An der Rückenfläche grenzt sich ein Bezirk als Medullarplatte ab. Namentlich der vordere, quere Hirnwulst macht sich durch eine hinter ihm gelegene, hufeisenförmige Grube sehr deutlich bemerkbar. Das hintere Ende der Medullarplatte reicht bis dicht an die unentwickelte Dottermasse heran und hört mit einer unregelmässigen Rinne auf, die von einem gewulsteten Rand begrenzt ist und sich als der Rest der Urmundeinstülpung zu erkennen giebt. Die Lage der Medullarplatte auf der in Zellen getheilten Eihälfte ist eine vollkommen unsymmetrische. Denn mit ihrer linken Hälfte grenzt sie unmittelbr an den ungetheilten Dotter an.

Auf Sagittalschnitten sieht man die wohlausgebildete Urdarmhöhle (Taf. XLII, Fig. 17). Ihre Decke ist deutlich in 3 Keimblätter gesondert, von welchen das äussere, namentlich

nach der Kopfseite zu, zur Nervenplatte verdickt ist. Den Boden des Urdarms bildet ein Hügel von grossen Dotterzellen, an welchen sich ventralwärts und nach hinten die ungetheilte Dottermasse anschliesst. In dieser lagern einzelne Gruppen von grösseren und kleineren, bläschenförmigen Kernen. Nur bis zur Grenze, wo der ungetheilte Dotter beginnt, ist auch die ventrale Seite des Embryo von einem äussern Keimblatt überzogen.

Bei einem zweiten Ei (Taf. XLIV, Fig. 6) ist auch die Nervenplatte mit einem deutlich hervortretenden, queren Hirnwulst und zwar hier ziemlich im mittleren Bereich der zelligen Eihälfte entwickelt. Am hinteren Ende der Nervenplatte liegt der spaltförmige Urmund. Dann folgt die durch Electrolyse zerstörte Dottermasse, welche sich auf die Ventralseite eine Strecke weit fortsetzt.

Aehnlich liegen die Verhältnisse beim dritten Ei, von welchem Fig. 1 (Taf. XLIV) eine Ansicht von unten und Fig. 2 eine Ansicht von oben und der Seite giebt. Entwickelte und unentwickelte Masse betragen annähernd je die Hälfte. Zwei Höcker mit verfärbter Umgebung zeigen die Aetzstelle an. Zwei Medullarwülste (Fig. 2) sind durch die Rückenrinne getrennt, welche nach hinten in die Urmundspalte (u) ausläuft, diese wird von 2 lappenartig nach aussen vorspringende Urmundlippen (Fig. 1 u. 2) begrenzt und stösst an der andern Seite an die ungetheilte Dottermasse an.

Das Ei wurde in eine Serie von Schnitten zerlegt, welche quer zur Embryonalaxe geführt worden waren. Um namentlich vom hintern Theil der Embryonalanlage reine Querschnitte zu erhalten, wurden die Eier so orientirt, dass die Schnittebene mehr oder minder parallel zur Abgrenzungsfläche der zerstörten und entwickelten Eihälfte fiel. In Figur 21 (Taf. XLII) sehen wir einen Schnitt durch die Mitte der Rückenmarksplatte. Er fällt ganz in das Bereich der entwickelten Eihälfte und gewährt so einen Anblick, als ob er von einem ganz normal beschaffenen Ei herrührte. Unter der Rückenrinne liegt die Chordaanlage, die sich noch nicht als runder Strang allseitig abgegrenzt hat. Die mittleren Keimblätter, welche schon weit bis zur Bauchfläche herabreichen, hängen noch an den gut ausgeprägten Urdarmfalten mit dem innern Keimblatt und mit der Chordaanlage zusammen.

Ein Schnitt durch das hinterste Ende der Embryonalanlage zeigt uns die beiden seitlichen Urmundlippen (Taf. XLII, Fig. 22) einander bis zur Verschmelzung genähert, unter ihnen eine kleine Urdarmhöhle, deren Boden auf der rechten Seite von einer dünnen Lage von Dotterzellen, links dagegen von ungetheilter Dottermasse begrenzt ist; letztere nimmt fast die ganze Fläche des Schnitts ein und enthält zahlreiche, in Gruppen vertheilte Kernbläschen. Nur an der rechten Seite des Schnitts ist ein dünner Ueberzug von Zellen vorhanden.

Ein paar Schnitte weiter nach hinten (Taf. XLII, Fig. 25) weichen die beiden Urmundlippen ein wenig auseinander, zur Begrenzung eines schmalen Spaltes, der dann nach links und rechts in die Rinnen umbiegt, durch welche man bei der Flächenbetrachtung des Eies (Taf. XLIV, Fig. 1 u. 2) das hintere Embryonalende vom ungetheilten Dotter abgegrenzt sieht.

Zweite Gruppe.

In der zweiten Gruppe sind Eier zusammengestellt, die nach Anstechen von einer der beiden ersten Furchungskugeln sich zu Embryonen ausgebildet haben, die ausserordentlich den Missbildungen gleichen, die nach der in einer früheren Arbeit gegebenen Darstellung durch Urmundspalte hervorgerufen worden sind. Schon bei äusserer Betrachtung (Taf. XLIV, Fig. 13 u. 14) erkennt man diese Formen, indem das meist ovale, schüsselförmige Ei eine weisse Dottermasse zeigt, die von einem schwarz pigmentirten Saum, dem Urmundrand, eingeschlossen ist.

Querschnitte durch 4 verschiedene derartige, mit den Buchstaben O, P, N und X bezeichnete Embryonen sind in den Figuren 1, 3—5 (Taf. XLIII) zu sehen.

Embryo O (Taf. XLIV, Fig. 13) bietet uns das am meisten typische Bild dar. Der oben erwähnte, die weisse Dottermasse einschliessende Wulst zeigt sich auf dem Querschnitt (Taf. XLIII, Fig. 3) zusammengesetzt aus einer halben, etwas eingekrümmten Medullarplatte (m), die an ihrem inneren Rand durch eine dünne Schicht von Uebergangszellen mit der Dottermasse zusammenhängt und am äussern Rand in das dünne, äussere Keimblatt übergeht. Zwischen Medullarplatte und Dotter unter der Uebergangsschicht liegt der Querschnitt der Chorda (ch). Darunter

folgt das aus mehreren Zellenlagen gebildete mittlere Keimblatt. Zwischen linker und rechter Hälfte des Querschnitts besteht ein Unterschied, indem rechterseits der Wulst weniger entwickelt und die Medullarplatte namentlich kleiner und im Verhältniss zur anderen Seite etwas verkümmert ist. Die Erklärung dieses Unterschieds liegt auf der Hand. Sie ergiebt sich daraus, dass die Verletzung mit der Nadel die rechte Seite betroffen hat. Denn der aus der Urmundspalte nach aussen hervortretende Hügel von Dotterzellen, welcher dem Dotterfeld des ungefurchten Eies entspricht, das von den Urmundrändern in Folge einer Hemmung nicht überwachsen worden ist, zeigt hier eine geringe Menge zerstörter Substanz, die unmittelbar bis an den kümmerlicher entwickelten, in Chorda und rudimentäre Medullarplatte gesonderten Wulst heranreicht.

An den eben beschriebenen schliessen sich die Embryonen P und N ergänzend an.

Bei Embryo P (Taf. XLIII, Fig. 4) ist auch auf der linken Seite der Urmundrand in eine halbe Medullarplatte (m) und Chorda (ch) auf das schärfste gesondert, rechts dagegen ist der Embryonalwulst noch mehr als bei Embryo O. verkümmert, indem es zu einer deutlichen Ausbildung von Medullarplatte und Chorda überhaupt nicht gekommen ist. Das äussere Keimblatt biegt am Wulst in eine kleinzellige Masse um, die nach abwärts in das auch hier entwickelte, mittlere Keimblatt übergeht und nach innen gegen den Haufen der Dotterzellen nicht abgegrenzt ist. Das Zurückbleiben dieses Abschnittes des Urmundrandes ist wieder dadurch bedingt, dass ihm zerstörte Dottersubstanz unmittelbar anliegt. Auch lässt sich eine Störung in dieser Gegend noch daran erkennen, dass die Dotterzellen von aussergewöhnlicher Grösse und daher in der Theilung im Vergleich zu dem normalen Verlauf weit zurückgeblieben sind.

Bei Embryo N (Taf. XLIV, Fig. 14; Taf. XLIII, Fig. 5) ist der ganze Dotterhügel an seiner Oberfläche von einer dünnen Schicht zerstörter Substanz überzogen, die beiderseits bis an den Urmundrand heranreicht. Dieser ist links wieder in Chorda und Medullarplatte gesondert, rechts dagegen verkümmert und pathologisch umgebildet. Denn das äussere Keimblatt ist hier verdickt und mit Höckern bedeckt (Taf. XLIV, Fig. 14), wie man es bei gestörter Entwicklung häufig beobachtet.

Der letzte endlich aus der Reihe dieser Embryonen (Taf. XLIII. Fig. 1) ist von besonderem Interesse, weil die Zerstörung der Dottersubstanz auf der einen Seite so weit ausgedehnt ist, dass sich an ihr ein Urmundrand hat überhaupt nicht bilden können. Links sehen wir eine halbe Medullarplatte, Chorda (ch) und mittleres Keimblatt entwickelt. Auch ein kleiner Hohlraum ist unter der Chorda sichtbar und da er ringsum von Dotterzellen umgrenzt ist, als Darmhöhle zu deuten. In geringer Entfernung nach einwärts von Chorda und Medullarplatte ist schon die Oberfläche des Dotters zerstört und diese zerstörte Dottermasse dehnt sich nach rechts weiter aus und nimmt in grosser Ausdehnung auch die Gegend ein, in der sich bei den anderen Embryonen der Embryonalwulst der anderen Seite angelegt hat. Die zerstörte Dottermasse wird nur eine Strecke weit von einer dünnen Ectodermschicht überzogen. Dass bei Embryo X die Verletzung die rechte untere Seite betroffen hat, geht aus der Lage der Einstichöffnung hervor. Sie ist an dem Durchschnitt noch nachweisbar durch die Kugel ausgetretener Dottersubstanz, die durch einen Stiel mit der übrigen Masse verbunden ist (gestieltes Extraovat, Roux).

Dritte Gruppe.

In die dritte Gruppe rechne ich einige Eier, die durch das Anstechen nur sehr wenig geschädigt waren und sich zu nahezu normalen Embryonen entwickelt hatten. Die ganze Rückengegend war vollständig ausgebildet, der Urmund zu einem kleinen Ring geschlossen; nur an der Bauchseite fand sich ein kleiner Defect, an welchem das äussere und mittlere Keimblatt fehlte und zerstörte Dottermasse unmittelbar in die Dotteranhäufung an der Bauchseite des Darmrohrs überging.

Beurtheilung.

Auch bei der Beurtheilung der Eier, die sich nach Verletzung einer der beiden ersten Furchungszellen zu Embryonen mit Chorda und Medullarrinne entwickelt haben, wollen wir die oben gegebene Eintheilung in 3 Gruppen zu Grunde legen. Zu der ersten Gruppe gehören Embryonen, bei denen sich die Rückengegend in nahezu normaler Weise ausgebildet hat. Hirn und Medullarplatte, die Chorda, das mittlere Keimblatt, der Darmkanal sind angelegt; dagegen findet sich an der Bauchge-

gend und namentlich nach dem hinteren Körperende zu ein Zerstörungsfeld, dadurch hervorgerufen, dass sich hier neben dem in Zellen abgetheilten Nahrungsdotter die durch die Nadel oder den galvanischen Strom zerstörte Dottersubstanz vorfindet. Letztere machte in einigen Fällen etwas weniger als die Hälfte der ganzen Körpermasse des Embryo aus (Taf. XLII, Fig. 7, 8, 17, 18, 21, 22; Taf. XLIV, Fig. 1, 2, 4—8), in anderen Fällen beträgt sie nur ein Drittel oder noch weniger von derselben. Meistentheils muss daher von der verletzten Eihälfte noch ein kleiner Theil in den Entwicklungprocess hineingezogen worden sein. Wie gross dieser Theil aber ist, lässt sich schwer beurtheilen, da die entwickelte Hälfte durch die Zerlegung in Zellen schon an sich mehr Raum einnehmen wird, als im ungetheilten Zustand, so dass auch bei völliger Zerstörung einer Eihälfte dieselbe später doch nie die Hälfte des Körpers betragen wird.

Der zerstörte Theil liegt in mehr oder minder grosser Ausdehnung an der Oberfläche des Embryo zu Tage. Es fehlt daher in seinem Bereich das äussere und mittlere Keimblatt. Letzteres hört in seiner Nähe auf, ersteres schiebt sich zuweilen noch als dünne Schicht eine Strecke weit über seine Oberfläche herüber (Taf. XLII, Fig. 18, 22; Taf. XLIII, Fig. 2, 8, 9). Mir scheint dies meist durch eine nachträgliche Umwachsung zu Stande gekommen zu sein in ähnlicher Weise, wie bei Wundflächen von der umgebenden Epidermis aus eine Ueberhäutung vom Rand aus erfolgt. Nach Innen zu grenzt die zerstörte Dottermasse mit glatter oder unregelmässiger Contour stets an den zelligen Nahrungsdotter an.

In mancher Beziehung ist auch hier die schon früher hervorgehobene Aehnlichkeit mit meroblastischen Eiern zu erkennen, was zu einem Vergleich herausfordert. Der zellige Theil des Froscheies, aus welchem sich die Rückengegend des Embryo entwickelt hat, liegt dem zerstörten Theil in ähnlicher Weise an, wie die den Embryo liefernde Keimscheibe dem Nahrungsdotter. Der Hauptunterschied besteht wesentlich darin, dass der Nahrungsdotter an Masse bedeutender als die zerstörte Substanz ist und dass er einen natürlichen Theil des lebenden Organismus ausmacht, während die zerstörte Substanz in ihren chemischen Eigenschaften verändert und als ein todter Bestandtheil aus dem natürlichen Entwicklungsgang des Ganzen herausgerissen ist. Der Vergleich lässt sich

sogar noch weiter ausdehnen. Bei meroblastischen Eiern lässt sich zwischen einem Urmundrand und einem Umwachsungsrand unterscheiden. So liegt auch bei den operirten Froscheiern an der Stelle, wo die Medullarplatte mit ihrem hinteren Ende an den zerstörten Dotter heranreicht, noch ein Rest der Urmundeinstülpung Taf. XLIV, Fig. 1—8. 12 u, begrenzt von einer Lippe, an welcher sich das äussere in das innere Keimblatt umschlägt. Das ist die Stelle, an welcher das Längenwachsthum des Körpers durch Hinzufügung neuer Segmente bei normaler Entwicklung vor sich geht. Hier wird freilich dieser Process sehr verlangsamt sein, da der Urmundrand während der Gastrulation das Dotterfeld, soweit es in Zellen zerlegt war, schon umwachsen hat und nun an der Grenze der ungetheilten Dottermasse angelangt ist. In seiner Nachbarschaft findet sich in Folge dessen jetzt weniger Zellenmaterial, das zum Längenwachsthum des Embryo verwandt werden könnte, als es bei normaler Entwicklung des Fall ist. Auch hat sich in Folge der Störung der Urmund noch nicht zu einem ringförmigen, vom Dotterpfropf ausgefüllten Blastoporus schliessen können.

Mit dem Umwachsungsrand würde sich die Linie vergleichen lassen, an welcher das äussere und das mittlere Keimblatt an die zerstörte Substanz anstossen. Auch hier ist ein wichtiger Unterschied vorhanden, insofern bei meroblastischen Eiern der Dotter organisirt ist und unter Betheiligung der Merocyten durch Nachfurchung zu der Zellbildung und dadurch zum Flächenwachsthum des inneren und des äusseren Keimblattes beiträgt. Die zerstörte Substanz im Froschei verhält sich dagegen mehr wie etwas dem Organismus Fremdes, wie ein ihm eingepflanzter, den Gang der Entwicklung störender und hemmender Fremdkörper, der mitten im gesunden Zellenmaterial liegt. Seine Beseitigung kann wohl nur auf zwei Wegen geschehen. Entweder muss er vom Gesunden abgestossen und als zum Organismus nicht gehörig ausgeschieden, oder er muss allmählich von den angrenzenden Zellen aufgelöst und so gewissermaassen durch Verdauung dem Organismus noch nutzbar gemacht werden.

Der erstere Weg wird in der Regel von vornherein nicht eingeschlagen. Hauptsächlich scheint mir dies daran zu liegen, dass die Furchungszellen beim Amphibienei in grosser Ausdehnung dicht aneinander gepresst liegen, und dass durch die Ein-

griffe fast stets nur eine theilweise Abtödtung der einen Furchungszelle herbeigeführt wird, so dass von Anfang keine scharfe Abgrenzung zwischen entwicklungsfähiger und todter Substanz vorhanden ist. Auch die verletzte Furchungszelle geht noch eine Reihe von Veränderungen, wenigstens mit einem bald kleineren bald grösseren Abschnitt ihrer Substanz ein. So sehen wir das eigenthümliche Schauspiel, dass die entwicklungsfähige Hälfte und die geschädigte, zum Theil auch ganz abgetödtete Hälfte vereint bleiben, wobei die letztere störend und modificirend in den Entwicklungsprocess der ersteren eingreift.

Da eine Abstossung nicht erfolgt, bleibt nur noch der zweite Weg, die vollständige Einverleibung des Zerstörten in den Organismus durch Auflösung und Assimilirung übrig. Ein solcher Process nimmt Zeit in Anspruch, daher sehen wir die mit Nervenrohr und Chorda versehenen Embryonen mit ebensoviel zerstörter Substanz belastet als die im Stadium der Keimblase und Gastrula abgetödteten Eier. Leider habe ich ihr schliessliches Schicksal im Organismus nicht weiter verfolgen können, da ich ältere Embryonen als die beschriebenen nicht aufgezüchtet habe. Einen Ansatz zur Einverleibung des zerstörten Dotters sehen wir aber an einigen Embryonen schon gemacht, insofern über einen Theil desselben eine Lage Ektodermzellen herübergewachsen ist (Taf. XLIII, Fig. 2, 8 u. 9).

Ein grosser Theil der Embryonen ist nicht symmetrisch ausgebildet. Der ventral und nach hinten gelagerte, zerstörte Dotter reicht häufig an einer Körperseite viel höher hinauf als an der anderen (Taf. XLIV, Fig. 5 u. 7). In Folge dessen liegt die eine Seite der Medullarplatte dem Zerstörungsfeld näher als die entgegengesetzte und zwar so, dass das Kopfende noch den weitesten Abstand zeigt, das hintere Ende aber immer näher heranrückt. Die Folge davon ist, dass links und rechts der Medullarwulst ungleich entwickelt wird, besonders nach dem hinteren Körperende zu, wie ein Blick auf die Figuren 5—7 (Taf. XLIV) und die Figuren 18—20, 22 (Taf. XLII) lehrt.

Das Studium der zu Embryonen entwickelten Eier bestätigt im allgemeinen die Schlüsse, zu denen uns schon die Untersuchung des Gastrulastadiums geführt hatte. Die durch Verletzung einer der beiden ersten Furchungszellen angerichtete Zerstörung hat keine Embryonen geliefert, die nur aus einer Seiten-

hälfte des Körpers beständen, auch keine Embryonen, die nur den Kopftheil, aber kein hinteres Ende, oder das hintere Ende, aber keinen Kopftheil besessen hätten. Die Ausdrücke Hemiembryo lateralis, Hemiembryo anterior oder posterior treffen auf die beschriebenen und genauer analysirten Formen ebensowenig zu, wie die Ausdrücke Hemigastrula lateralis, anterior, posterior auf die vorausgegangenen Entwicklungszustände.

Von einem Hemiembryo lateralis können wir nicht reden, weil ausser der normalen Chorda und einem ihr angrenzenden Stück des mittleren Keimblattes auch linke und rechte Hälfte des Centralnervensystems vorhanden sind. Von beiden Hälften ist allerdings die eine zuweilen in der Entwicklung etwas zurückgeblieben und namentlich nach dem hinteren Ende zu verkümmert, wofür das veranlassende Moment schon früher hervorgehoben wurde.

Als Hemiembryo posterior können wir keines der Eier bezeichnen. Denn nirgends fehlt der durch die Hirnanlage characterisirte Kopftheil. Ein Fehlen der Hirnplatte bei Vorhandensein einer Rückenmarksanlage halte ich für ebenso unmöglich wie das Entstehen einer Semigastrula posterior, weil die Entwicklung des Centralnervensystems an die Gastrulation gebunden ist und das zuerst gebildete Stück der Urmundlippe zur Hirnanlage wird, an welche sich dann erst beim Fortgang der Gastrulation die folgenden Theile nach und nach angliedern.

Von der Bezeichnung eines Hemiembryo anterior endlich müssen wir Abstand nehmen, weil bei Embryonen der entsprechenden Ausbildungsstufe die Urmundöffnung das hintere Körperende bezeichnet. Da nun eine Urmundöffnung mit Einstülpungsrand in allen Fällen nachgewiesen ist, kann folglich auch von dem Fehlen eines hinteren Körperendes nicht gesprochen werden. Allerdings zeigt dieses bei unseren Embryonen manche Abweichungen vom Normalzustand. Es ist zellenarm, während sich sonst in dieser Gegend eine grosse Zellenmasse vorfindet, es fehlt der Abschluss zu einem Ring, mithin die hintere Urmundlippe, von welcher sich der unpaare Abschnitt des mittleren Keimblatts anlegt. Die Ursache dieser Abweichung liegt darin, dass aus dem Ei die zerstörte Substanz nicht hat entfernt werden können. Wenn aus dem entwicklungsfähigen Theil des Eies die Gastrula nach den Regeln der normalen Entwicklung durch Einstülpung und Verwachsung der Urmundränder gebildet ist, wenn an ihrer Decke

sich dann Chorda und Nervenplatte differenzirt haben, so muss der Urmundrand schliesslich nach Einstülpung und Ueberwachsung des zelligen Materials an den zerstörten Bezirk herangerückt sein, vorausgesetzt dass derselbe am Ei nach abwärts bis in's Dotterfeld hineinreicht. Hier muss in Folge dessen die normale Weiterentwicklung eine Hemmung erfahren, da jetzt das zur Entwicklung vorbereitete, in Zellen zerlegte Material fehlt. Von dieser Hemmung aber abgesehen, wird, solange am hinteren Körperende der Urmundrand vorhanden ist, alles Weiterwachsthum an ihn anknüpfen und im Rahmen des normalen Entwicklungsprozesses sich abspielen. Durch Theilung der Zellen, durch Heranziehen von Zellen aus der Umgebung werden die Urmundlippen weiterwachsen, sich in der Urmundnaht von vorn nach hinten zusammenlegen und so neue Segmente dem Körper hinzufügen, bis die Formbildung zum Abschluss gelangt ist. Durch das zerstörte Dottermaterial kann der Process verlangsamt, vielleicht auch zu einem pathologischen Abschluss durch Verkümmerung des Schwanzendes gebracht, nicht aber in eine ganz neue Entwicklungsbahn gelenkt werden.

Wenn wir uns in den Figuren 2—7 (Taf. XLIV) und Fig. 17—22 (Taf. XLII) die zerstörte Substanz durch zelliges Material ersetzt denken, so wird ein Zweifel an dem Zustandekommen eines normalen Abschlusses der Entwicklung wohl auf keiner Seite bestehen. Nicht minder aber würde eine normale Weiterentwicklung sofort Platz greifen müssen, wenn wir die zerstörte Substanz ganz entfernen und die Lücke durch das umgebende Zellenmaterial ausgleichen könnten, denn dann würde der Urmundrand an entwicklungsfähiges Material angrenzen und dieses (das stets an's hintere Ende gedrängte Dottermaterial) zu seinem Wachsthum benutzen können.

Unser Endurtheil lässt sich daher jetzt dahin resumiren:

Wie aus den Eiern mit ganz oder theilweise zerstörter erster Theilhälfte eine annähernd normale Gastrula, ist aus ihnen auch ein annähernd normaler Embryo entstanden, bei welchem namentlich die dorsal gelegenen Axenorgane, Nervenrohr, Chorda, mittleres Keimblatt vorhanden sind, während die zerstörte Substanz in untergeordneten Körpergegenden, an der Bauchseite und nach dem hinteren Ende zu, liegt und an einer Körperseite verschieden weit nach oben hinaufreicht. Der Embryo hat sich aus

dem Zellenmaterial, das um die Hälfte oder um einen geringeren Bruchtheil durch die Zerstörung vermindert worden ist, nach denselben Gesetzen gebildet, wie sie die Entwicklung aus einem normalen Ei beherrschen.

Eine zweite Gruppe bilden die Embryonen mit Urmundspalte. Die Frage, wodurch diese Abnormitäten verursacht worden sind, glaube ich in folgender Weise beantworten zu können:

Bei Verletzung einer der beiden Furchungskugeln ist für das Resultat die Gegend, wo mit der erwärmten Nadel eingestochen wird, nicht ohne Einfluss. In der Umgebung der Nadel gerinnt das Protoplasma durch die erhöhte Temperatur und stirbt ab, während weiter abgelegene Theile der Furchungszelle erhalten bleiben und für die Entwicklung in noch später zu besprechender Weise verwendbar gemacht werden können.

Bei den Eiern der zweiten Gruppe muss nun die Verletzung hauptsächlich an der vegetativen Fläche der Furchungskugel stattgefunden haben, welche zum Dotterfeld gehört. Es lässt sich dies daraus schliessen, dass die zerstörte Substanz (Taf. LXIII, Fig. 1, 3, 4, 5) dem Dotterhügel aufsitzt, welcher aus der Urmundspalte hervorsieht und in den Urdarm bei normalem Verlauf mit eingeschlossen werden sollte. Durch die erwärmte Nadel ist möglicher Weise auch die andere Furchungskugel etwas durch die ausstrahlende Wärme geschädigt worden oder auch dadurch, dass die Durchschneidung der Eikugel ventralwärts noch nicht ganz vollendet war, worauf mir das weite Uebergreifen des Zerstörungsfeldes auf die andere Seite in einigen Fällen (Fig. 1 u. 5) hinzudeuten scheint. In der Umgebung des Dotterfeldes findet aber in der früher auseinandergesetzten und bewiesenen Weise die Gastrulaeinstülpung statt, das heisst: alle formativen Processe, durch welche Urmund, Darm, mittleres Keimblatt, Chorda, Nervenrohr hervorgerufen werden, vollziehen sich in der Nachbarschaft des Störungsfeldes. Hierbei scheint mir letzteres einen hemmenden Einfluss auf den Verlauf des Gastrulationsprocesses, namentlich aber auf die Verwachsung der Urmundränder hervorzurufen und so eine Missbildung zu veranlassen, die wir schon unter ganz

anderen Bedingungen, nämlich bei der Ueberreife des Eies und der damit zusammenhängenden Ueberfruchtung beobachtet haben.

Wenn ein kleines Dottergerinnsel gerade in die Mitte des Dotterfeldes zu liegen kommen würde, so könnte sich der ringförmige Urmundrand überall gleichmässig ausbilden. Wenn dagegen das Störungsfeld einem Theil des Urmundringes mehr genähert ist, oder sogar in das Bereich desselben fällt, wie es bei unseren Versuchen bei Verletzung nur einer Theilhälfte der Fall ist, so müssen in der Entwicklung des Urmundringes an einzelnen Strecken zeitliche und formale Unterschiede bedingt werden: *der günstiger gelegene Abschnitt muss sich rascher und besser als der übrige entwickeln.*

Mehrere Grade dieser Verschiedenheiten haben wir an den Querschnittserien verschiedener Eier (Taf. XLIII) kennen gelernt: 1) beiderseitige Ausbildung von Medullarplatte und Chorda, aber in ungleicher Mächtigkeit (Fig. 3), 2) Ausbildung der genannten Axenorgane auf einer Seite, während auf der anderen Seite der Urmundrand noch nicht in die Organsonderung eingetreten, zuweilen auch pathologisch verändert ist (Fig. 4), 3. Ausbildung von Medullarplatte und Chorda auf einer Seite, während auf der entgegengesetzten Hälfte sich ein Urmundrand nicht ausgebildet hat, weil die zerstörte Dottermasse sich weit über die Gegend hinaus erstreckt, in welcher ein Abschnitt des Urmundringes hätte entstehen müssen (Fig. 1). Es ist dies die einzige Missbildung, welcher man nach Roux den Namen eines Hemiembryo lateralis geben könnte. Ich habe sie bei meinen Experimenten ausserordentlich selten erhalten und glaube, dass ihre Entstehung an die oben auseinandergesetzten Bedingungen gebunden ist.

Rückbildung einer Urmundstrecke und normale Entwicklung der entgegengesetzten habe ich bei Spina bifida auch sonst noch gelegentlich angetroffen, so an überreifen Eiern und bei den oben beschriebenen Umkehrversuchen. Von dem einen Fall habe ich einen Querschnitt in meiner Untersuchung über Urmund und Spina bifida (20, Taf. XVIII, Fig. 27; Taf. XVI, Fig. 15, 16), von dem andern einen Querschnitt und eine Totalansicht in dieser Arbeit (Taf. XLI, Fig. 19—21) abgebildet.

Die *dritte Gruppe* bildet den Gegensatz zu der eben besprochenen zweiten. Die Rückenseite des Embryo ist normal gebildet (Chorda und Nervenrohr); auch der Urmundrest ist zu

einem Ring geschlossen. Dagegen findet sich zerstörte Dottermasse an der Bauchfläche des Embryo oder am hinteren Ende, aber dann ausserhalb und ventral vom Urmundrest; sie bedingt hier eine Unterbrechung in der Ausbreitung des mittleren und des äusseren Keimblattes und hängt in Folge dessen mit der den Darm erfüllenden Dottermasse direkt zusammen. In diesen Fällen muss die Verletzung durch Einstich an der animalen Fläche der Furchungszelle erfolgt sein und muss hier nur eine partielle Abtödtung derselben bewirkt haben, während der vegetative Bezirk in den Entwicklungsprocess noch hineingezogen ist. Der Zerstörungsbezirk hat daher seiner ganzen Lage nach in den Verlauf des Gastrulationsprocesses gar nicht eingreifen können.

2. Beurtheilung der von Roux bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen gewonnenen, entgegengesetzten Resultate.

Die von mir dargestellten Befunde, welche durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen erhalten wurden, und die aus ihnen gezogenen Folgerungen stehen in Widerspruch zu der von Roux veröffentlichten Untersuchung „über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln", einer Untersuchung, welche in den Arbeiten von Roux gleichsam das Schlussglied in der Begründung seiner evolutionistischen Auffassung der Entwicklung bildet. Nach meinen Versuchen entsteht auch nach Zerstörung eines ansehnlichen Theils des Froscheies aus dem entwicklungsfähigen Rest immer noch ein leidlich normaler Embryo und zwar auf directem Wege, das heisst durch Vorgänge, die sich im Rahmen des normalen Entwicklungsprocesses bewegen. Dabei wird die ungetheilte Substanz an Orte geschafft, wo sie am wenigsten störend in die Organisation des Ganzen eingreift, woraus sich auf eine gewisse Zweckmässigkeit im Entwicklungsverlaufe, auf eine Anpassung desselben an die veränderten Verhältnisse schliessen lässt. Das ist natürlich nur möglich, wenn der entwicklungsfähige Eirest eine Substanz ist, welche in ihren Eigenschaften dem Ganzen gleicht, und nicht eine Substanz, welche nur einen mit besonderen Eigenschaften begabten Theil des Ganzen darstellt, wie es die Auffassung von Roux ist. Nach dieser

entgegengesetzten Auffassung kann sich ja aus einer der beiden oder einer der vier ersten Furchungszellen des Froscheies immer nur eine Hälfte oder ein bestimmtes Viertel des Embryo entwickeln, so dass Zerstörung von zwei Vierteln immer einen entsprechenden Verlust von Organen des Körpers bedingt, entweder einer ganzen Gegenseite oder der vorderen oder hinteren Rumpfhälfte.

Allerdings wird eine gewisse Annäherung zwischen der von Roux und der von mir gegebenen Darstellung dadurch herbeigeführt, dass Roux von den entwickelten halben oder viertel Stücken aus das fehlende Stück ergänzt werden lässt, wodurch zu guterletzt noch ein vollständiger Embryo zu Stande kommt. So wird im Endresultat zwar der zwischen Roux und mir bestehende Gegensatz etwas verdeckt, aber die principiell verschiedene Auffassung doch nicht beseitigt. Denn abgesehen davon, dass Roux dieses Ergebniss erst nachträglich auf einem schon weit vorgerückten Entwicklungsstadium herbeigeführt werden lässt, nimmt er hierbei Vorgänge an, welche ausserhalb der normalen Entwicklungsprocesse liegen und welche er mit dem Namen Postgeneration zusammen fasst.

Somit bleibt uns jetzt noch übrig zu untersuchen 1) was Roux unter dem von ihm geschaffenen Begriff der Postgeneration versteht, und ob etwas Entsprechendes bei den von mir angestellten Experimenten stattgefunden hat. Zum Schluss werde ich dann noch 2) auf die schon früher angeregte Frage eingehen, durch welche Factoren trotz der grossen Störung am Beginn des Entwicklungsprocesses doch unter möglichster Entfernung des Störenden ein Endresultat erzielt worden ist, welches als ein zweckmässiges bezeichnet werden konnte.

1) Die Postgeneration nach Roux und Einwände gegen dieselbe.

Was haben wir unter dem Ausdruck „Postgeneration" zu verstehen? Mit dem neu geschaffenen Wort bezeichnet Roux die nachträgliche Ergänzung der aus einem operirten Ei entstandenen ursprünglichen Dreiviertel- oder Halbbildung (Hemiembryo lat., ant. post. etc.) zu einem vollkommenen Individuum. Als Regeneration will er den Vorgang nicht bezeichnen, einmal, weil das Nachge-

bildete vorher überhaupt noch nicht gebildet war, und zweitens weil eine derartige hochgradige Regeneration, welche eine ganze halbe Körperhälfte wiederersetzt, für Wirbelthiere überhaupt nicht bekannt ist (33, p. 54 u. 35, p. 35).

In seiner ursprünglichen Arbeit unterschied Roux nur eine Art der Postgeneration, sah sich aber später veranlasst, ihr noch eine zweite Art einzufügen, welche er hemiooplastische nennt (35, p. 48).

Was die erste Art betrifft, so besteht dieselbe darin, dass die in Folge des Eingriffs unentwickelte Hälfte nachträglich noch ganz oder zum Theil in Zellen zerlegt wird und dass dieses Zellenmaterial dann durch Kräfte, welche von den Keimblättern und Organen der bereits entwickelten Hälfte ausgehen, an den Berührungsstellen, nachträglich noch und successive in die fehlenden Theile differenzirt wird (35, p. 36).

Wie wird die unentwickelte Hälfte in Zellen zerlegt? „Es gibt drei Modi", berichtet Roux, „auf welche von der entwickelten Hälfte aus die operirte wieder belebt und damit zugleich zu ihrer Verwendung für die Entwicklung vorbereitet wird" (33, p. 42—54 und 35, p. 34—35).

Der erste Modus besteht darin, dass die zerstörte Eihälfte nach einiger Zeit von mehr oder minder zahlreichen Kernen durchsetzt ist. Zum Theil stammen dieselben vom ursprünglichen Kern der operirten Zelle ab, indem derselbe von der erwärmten Nadel nicht abgetödtet wurde und sich zu theilen fortfährt; theils aber leiten sie von der entwickelten Eihälfte ihren Ursprung her. Von ihr aus lässt Roux auf verschiedenen Stadien der Entwicklung (sowohl auf der Blastula- wie auf der Gastrulastufe) eine „Nucleitransmigration", wie er es heisst, oder eine Ueberwanderung von Kernen und vielleicht auch von anliegenden Protoplasmatheilen (incl. Centrosomen?) in die dicht anliegende, getödtete Eihälfte stattfinden (45, p. 34). Hierbei wird es als wahrscheinlich bezeichnet, dass die Ueberwanderung der Kerne nur im Anschluss an die Kerntheilung innerhalb einer an die unentwickelte Hälfte anstossenden Zelle vor sich geht, weil ohnedies die Zelle selbst ganz kernlos werden würde (33, p. 45). Hinzugefügt wird, dass es sich natürlich später nicht nachweisen lasse, wie viele von den Kernen der operirten Hälfte von ihrem eigenen Kerne und wie viel von dem Kernmaterial der entwickel-

ten Eihälfte durch Ueberwanderung abstammen. In seinen späteren Darstellungen stellt Roux hauptsächlich das Ueberwandern der Kerne in den Vordergrund und schränkt dasselbe nur durch die Bemerkung ein: „Ich habe aber auch Fälle beobachtet und beschrieben, in denen man dem nicht vollkommen getödteten Kern der operirten Eihälfte einen wesentlichen Antheil an der nachträglichen Bekernung der operirten Eihälfte und daher auch an der späteren Zerlegung in Zellen zuerkennen musste" (35, p. 35).

Das Schicksal der Kerne in der zerstörten Eihälfte ist ein doppeltes: manche verändern sich pathologisch, andere bleiben normal und spielen bei der Postgeneration eine Rolle. Denn um dieselben sondert sich später die Dottermasse in Zellen, während die Stellen, die nur abnorme Kerne einschliessen und häufig mit grösseren und kleineren Vacuolen durchsetzt sind, nicht in Zellen zerlegt werden und unbenutzbar bleiben (33, p. 48).

Die Zellenbildung im Dotter, heisst es dann weiter, geht wie die Bekernung desselben zu sehr verschiedenen Zeiten vor sich. „Sie kann neben einer jungen Semimorula oder Semiblastula schon in dem Maasse vorhanden sein, dass die Zellen nur wenig grösser sind als in der normalen Hälfte. Die Ausbreitung der Zellenbildung im Raume zeigt ein typisches Verhalten, welches von besonderer Wichtigkeit ist: Die nachträgliche Cellulation der Eihälfte beginnt stets unmittelbar neben der entwickelten Hälfte und schreitet von da aus continuirlich fort." „Es liegt nahe, in dieser Berührung einen zu höherer vitaler Gestaltung anregenden Einfluss anzunehmen" (33, p. 50). Es bezeichnet denn auch Roux den eben beschriebenen Vorgang als eine Wiederbelebung der operirten und abgetödteten Eihälfte (33, p. 54). Die Wiederbelebung erstreckt sich entweder auf die ganze Hälfte oder nur auf einen grösseren oder kleineren Theil derselben unter Abstossung eines entsprechenden, unbrauchbaren, zersetzten Restes (35, p. 35).

Der zweite Modus der Reorganisation des Dotters wird ebenso wie der dritte nur an der stärker zerstörten und veränderten Eisubstanz wahrgenommen. In grösserer Entfernung von der Medianebene sieht man zuweilen mitten in der von Vacuolen und pathologisch veränderten Kernen durchsetzten Masse eine oder einige vollkommen abgegrenzte, isolirte Zellen. Roux glaubt diese Erscheinung so auffassen zu müssen, dass die schon weiter entwickelten, kleinen Zellen der Umgebung oder ihre Kerne

fähig sind, auch in höhergradig veränderten Dotter einzudringen und ihn wieder zu beleben.

Der dritte Modus der Reorganisation endlich besteht in einer Umwachsung der todten Hälfte von der äussern Schicht der entwickelten Hälfte aus. So wird der stärker vacuolisirte Dotter eine Strecke weit bedeckt von drei, zwei oder einer Lage kleiner, pigmentirter Zellen, die cubisch und nach dem Umwachsungsrand zu abgeplattet sind und „sich verhalten wie auch sonst Epithelien bei der Ueberhäutung eines Defects".

Was das Thatsächliche betrifft, so kann ich durch meine Untersuchungen die Darstellung von Roux in mehreren Punkten bestätigen. Ich habe wie er beobachtet, dass während die gesunde Eihälfte sich weiter entwickelt, die beschädigte ein sehr verschiedenes Verhalten zeigt, dass sie bald ganz ungetheilt bleibt, bald nachträglich früher oder etwas später noch theilweise in Zellen zerlegt wird, dass in der ungetheilten Dottermasse sich Vacuolen ausbilden (Taf. XLII, Fig. 3, 9, 10, 15—19) und Kerne vertheilt finden, dass diese namentlich auf späteren Stadien von abnormer Beschaffenheit sind, dass ferner in der vacuolig gewordenen Dottermasse ab und zu auch vereinzelte gut abgegrenzte Zellen angetroffen werden, dass endlich bei weiter entwickelten Embryonen eine Umwachsung nach dem dritten Modus von Roux stattfindet (Taf. XLII, Fig. 13, 19, 22; Taf. XLIII, Fig. 1, 2, 8, 9). Dagegen bin ich in anderen Punkten und namentlich in der Deutung und Verknüpfung der Einzelbilder doch zu einer ganz andern Gesammtauffassung der Vorgänge gelangt.

Zunächst muss ich mich gegen den von Roux mehrfach gebrauchten Ausdruck „nachträgliche Wiederbelebung der abgetödteten Eihälfte" aussprechen, da durch dieses Wort allein schon eine Reihe von falschen Vorstellungen beim Leser wachgerufen werden muss. Nach meiner Auffassung ist alle Substanz der operirten Eihälfte, welche nachträglich noch in Zellen zerlegt und für die Entwicklung nutzbar gemacht wird, nicht abgetödtet, sondern nur durch den Eingriff bald mehr bald weniger geschädigt worden; wirklich abgetödtet, indem er durch die erwärmte Nadel zur Gerinnung gebracht worden ist, ist nur der Theil, der sich auch später als nicht in Zellen zerlegbar erweist. Dieser Theil kann aber auch später nicht direct wiederbelebt, sondern aus dem lebenden Organismus nur auf 2 Wegen

entfernt werden, entweder durch Abstossung oder auf chemischem Wege durch Assimilation, durch Verdauung von Seiten der angrenzenden Zellen, durch einen Process also, der sich nur sehr langsam wird vollziehen können.

Die operirte Furchungszelle verhält sich ähnlich wie der Körpertheil eines Thieres, in welchen man eine Nadel einstösst und wieder herauszieht. War die Nadel aseptisch, so kehrt der Theil rasch zum Normalzustand zurück, indem nur wenige unmittelbar betroffene Zellen zerquetscht und abgetödtet sind, die dann bald resorbirt werden, während der Stichkanal sich rasch schliesst und per primam intentionem zuheilt. War dagegen die Nadel vor dem Einbohren heiss gemacht, so zerstört sie die den Stichkanal zunächst umgebenden Gewebe und schädigt im weiteren Umkreis die Zellen durch Hervorrufung von Wärmestarre. Letztere können sich bei der Heilung wieder erholen, das necrotisch Gewordene aber muss von dem Gesunden entfernt oder aufgelöst werden. Eine Wiederbelebung findet an keiner Stelle statt.

Auch bei der Furchungszelle sind die Folgen, die das Einstechen einer Nadel hat, je nach der Ausführung der Operation und je nachdem das Instrument kalt oder erwärmt angewandt wird, sehr verschiedener Art.

Das Anstechen der zweiten Furchungszelle mit einer feinen, kalten Nadel kann, wie auch Roux beobachtet hat, so wenig schaden, dass die verletzte Zelle, bei welcher an der Einstichstelle nur ein wenig Dotter herausgetreten ist, sich mit der normalen Zelle genau a tempo theilt und dass die beiderseitigen Tochterzellen auch weiterhin bei der Theilung gleichen Schritt halten.

Bei stärkerer Schädigung (in Folge längeren Verweilens der Nadel und grösseren Austritts von Dottersubstanz) wird zunächst der Theilungsprocess gehemmt, während er auf der anderen Seite fortgesetzt wird; nach einiger Zeit aber beginnt auch die verletzte Zelle in unregelmässiger Weise sich zu zerklüften, ja selbst die ausgetretene Dottersubstanz wird zuweilen noch nachträglich in Zellen zerlegt. Aus solchen operirten Eiern erhält man häufig nach 2 und 3 Tagen ganz normale Gastrulae und Embryonen, die sich auch in keiner Beziehung von unverletzten Embryonen unterscheiden. Es liegt in solchen Fällen wohl klar auf der Hand, dass entweder gar keine oder nur eine

geringfügige Schädigung der Furchungszelle durch den mechanischen Eingriff erzielt worden ist, und dass in letzterem Falle der Dotter sich erholt und zur Norm zurückkehrt, wie Protoplasma, das sich in Kälte- oder Wärmestarre befunden hat oder durch chemische und andere Agentien vorübergehend in seinen Functionen gelähmt worden ist.

Noch während das Protoplasma der operirten Furchungszelle sich in Starre befindet, kann schon ihr Kern sich zu theilen fortfahren, ein-, zwei- und mehrmal; die Tochterkerne können dabei auseinanderrücken und sich in der gewissermaassen gelähmten Eihälfte verbreiten, bis in ihr wieder die zur Theilung erforderlichen Kräfte vorhanden sind, sei es dass die Schädigung überwunden ist, sei es dass die Zerlegung in kleinere Stücke ein geringeres Maass activer Kräfte verlangt.

Durch die Experimente, die mein Bruder und ich sowie neuerdings Loeb an durchsichtigen Echinodermeneiern angestellt haben, sind die Wechselbeziehungen, die zwischen Kern und Protoplasma bei störenden Eingriffen stattfinden, im Grossen und Ganzen klar gestellt worden. Es hat sich dabei gezeigt, dass der Kern viel weniger durch thermische, mechanische und chemische Eingriffe geschädigt wird, als das Protoplasma; er beginnt stets wieder viel früher in Thätigkeit zu treten und sich zu theilen, während das Protoplasma an diesen Vorgängen noch nicht in normaler Weise Theil nimmt. Eine Folge hiervon ist die Knospenfurchung.

Ein Analogieschluss von den bei den Echinodermen beobachteten Verhältnissen auf die mechanisch oder anderweit geschädigten Furchungszellen des Froscheies, welche wegen ihrer Undurchsichtigkeit eine directe Beobachtung nicht gestatten, ist wohl gerechtfertigt. Den nachträglichen, auf einmal eintretenden Zerfall der operirten Furchungszelle in mehrere kleinere Zellen halte ich daher dadurch bedingt, dass ihr Kern sich mittlerweile durch Theilung mehr oder minder vervielfältigt hat.

Durch noch stärkere Eingriffe wird die Furchungszelle theilweise oder vollständig abgetödtet. Am besten erreicht man dieses Resultat, wenn man nach dem Vorschlag von Roux mit einer warm gemachten Nadel operirt, mithin zu dem mechanischen noch den thermischen Eingriff hinzufügt. Je nach dem Wärmegrad der Nadel und der Dauer der Einwirkung wird das

Ergebniss ein verschiedenes sein. Durch Temperaturen über 40° C. wird rasch Wärmetod herbeigeführt, zunächst in den der Nadel direct anliegenden Theilen, dann in der weiteren Umgebung mit abnehmender Wirkung. Durch Einstich mit stark erhitzter Nadel gelingt es leicht die ganze Zelle abzutödten, doch läuft man hierbei Gefahr, dass auch die nebenliegende Zelle entweder mit abgetödtet oder geschädigt wird. So erkläre ich es, dass bei totaler Zerstörung der einen Hälfte auch die andere sich oft sehr langsam entwickelt, sich zur Gastrulation erst anschickt zur Zeit, wo gesunde Eier schon Embryonen mit sich absetzendem Kopf entwickelt haben, und dass schliesslich die Entwicklung ganz zum Stillstand kommt. Bei geringerer Erwärmung der Nadel hat man es wieder nicht in der Hand, dass man die angestochene Hälfte nur theilweise oder ganz zerstört.

Ob bei dem Experiment der Kern, der sich im Ruhestadium oder in irgend einer Phase der Theilung befinden kann, zerstört worden ist oder nicht, entzieht sich, sofern die Entwicklung der Zelle nicht ganz aufgehoben worden ist, der Beurtheilung. Nach dem aber, was ich oben über das grössere Widerstandsvermögen des Kerns bemerkt habe, glaube ich annehmen zu dürfen, dass in allen Fällen, in denen nur ein Abschnitt der Zellen vom Wärmetod betroffen worden ist, der Kern meist dem Untergang entgangen ist und fortfährt, wenn auch in langsamerem Tempo, sich zu theilen und dass seine Tochterkerne sich in dem Dotter, soweit er nicht abgetödtet ist, auszubreiten beginnen. Wo der Dotter geschädigt ist und eventuell noch nachträglich abstirbt, nehmen auch die Kerne mehr und mehr eine pathologische Beschaffenheit an, während es in der lebensfähigen Dottersubstanz zu einem nachträglichen Zerfalle in Zellterritorien und einer weiteren Zerkleinerung derselben auf dem Wege normaler Theilung kommt. So sondert sich immer schärfer das Entwicklungsfähige vom Todten.

Als ein mehr zufälliges Vorkommniss bei diesem Sonderungsprocess betrachte ich die oben erwähnten Befunde, wo einzelne isolirte Zellen in einer nicht weiter entwicklungsfähigen Dottermasse auftreten. Hier hat sich im Anschluss an einige Kerne noch actives Material von der wahrscheinlich mehr geschädigten Umgebung abgesondert. Ganz entsprechende Befunde

wurden von mir auch an überreifen und wahrscheinlich über fruchteten Eiern gemacht und abgebildet (20. Taf. XX, Fig. 21—27).

Dottermasse, die auf dem Blastulastadium noch nicht in Zellen zerlegt ist, halte ich einer nachträglichen Reorganisation nicht mehr für fähig, in meinen Abbildungen zum Beispiel Alles, was mit braunröthlicher Farbe angelegt ist.

Nach der hier gegebenen Darstellung wird man verstehen, dass sich der von Roux gebrauchte Ausdruck „einer Wiederbelebung der abgetödteten Eihälfte", nicht rechtfertigen lässt. Anstatt dessen würde sich die Bezeichnung „vollkommene oder theilweise Reorganisation der geschädigten Eihälfte" empfehlen.

Bei der Reorganisation habe ich im Gegensatz zu Roux den Kern der verletzten Zelle eine Hauptrolle spielen lassen, während Roux auf das Einwandern von Kernen der entwickelten in die geschädigte Eihälfte den Schwerpunkt gelegt hat. Den letzteren Vorgang will ich übrigens nicht ganz in Abrede stellen, glaube aber, dass er nicht in dem Maasse vorkommt und von der Bedeutung ist, wie es der Leser nach den Arbeiten von Roux erwarten wird. Auch halte ich es für wahrscheinlich, dass ein Ueberwandern von Kernen nur an besondere Bedingungen geknüpft ist. Die Verletzung der einen Furchungszelle, scheint mir, muss zu einer Zeit erfolgt sein, wo die Durchtrennung der beiden Hälften noch nicht beendet ist. Bekanntlich geht dieselbe bei den grossen Froscheiern sehr langsam vor sich und ist im Innern noch nicht fertig, wenn auch äusserlich die Furche schon ringsum markirt ist, und jede Tochterzelle schon die Ansätze zur zweiten Theilung am animalen Pol erkennen lässt. Wenn nun zu dieser Zeit der schädigende Eingriff geschieht, so wird die Durchschnürung wohl unvollendet bleiben und so eine Brücke gebildet sein, auf welcher bei weiteren Theilungen von der sich entwickelnden Hälfte Kerne in den angrenzenden Dotter der anderen Seite gerathen, genau in derselben Weise wie bei der Theilung der Randsegmente meroblastischer Eier, wo eine Hälfte des Kerns von Protoplasma umgeben sich als Embryonalzelle der Keimscheibe anfügt, die andere Theilhälfte dagegen in die gemeinsame Dottermasse als Merocyt zu liegen kommt. Bei einer vollständigen Sonderung der beiden ersten Furchungszellen der Froscheier will mir ein Ueberwandern von Kernen sehr unwahrscheinlich dünken. Denn dasselbe könnte doch nur dadurch zu

Stande kommen, dass die allseitig abgegrenzten Dotterzellen der entwickelten Hälfte da, wo sie an die verletzte Dotterhälfte anstossen, ihre Begrenzung wieder verlieren und mit ihr verschmelzen und dass nun bei einer Kerntheilung eine Hälfte auf die andere Seite übertritt. Andere Möglichkeiten, die man sich vorstellen könnte (actives Auswandern von Kernen), würden unseren Vorstellungen vom Zellenleben wohl zuwiderlaufen. Die Entscheidung dieser Frage durch directe Beobachtung hat natürlich, da bei der Undurchsichtigkeit des Objects eine continuirliche Beobachtung ausgeschlossen ist, ihre sehr grossen Schwierigkeiten. Vorläufig bin ich durch die Untersuchungen von Roux und durch eigene Beobachtungen nicht überzeugt worden, dass die Kernüberwanderung so häufig vorkommt und die Bedeutung hat, welche ihr Roux zuschreibt.

Wenn ich auf die Frage der Ueberwanderung von Kernen ausführlicher eingegangen bin, so ist es nicht desswegen geschehen, weil ich ihr für die uns hier beschäftigenden Hauptfragen eine Bedeutung beizulegen hätte. Von dem theoretischen Standpunkt aus, den ich einnehme, ist es ja an und für sich gleichgiltig, ob die Kerne der geschädigten Hälfte vom ursprünglichen Kern derselben oder von Kernen der entwickelten Hälfte durch Ueberwanderung abstammen.

Dagegen ist von principieller Bedeutung die Auffassung, welche sich Roux von der Verwendung des, wie er sich ausdrückt, nachträglich cellulirten Materiales gebildet hat. Es soll zum nachträglichen Ersatz der unentwickelt gebliebenen Körperhälfte verwandt werden. Roux selbst hat seine Ansichten dahin zusammengefasst:

„Die Postgeneration der Keimblätter in der operirten Eihälfte geht aus von den schon differenzirten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte, und zwar erst, wenn ein solches Keimblatt mit einer „Unterbrechungsfläche“ d. h. mit einem freien seitlichen Rand an die nachträglich cellulirte Dottermasse stösst. Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich continuirlich in die Dottermasse fort. Gegen den freien Rand der fortschreitenden Keimblattdifferenzirung finden sich stets allmähliche Uebergangsstufen zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzirten Keimblattes. Unter Zurückweisung anderer Möglichkeiten kommen wir daher zu dem Schlusse,

dass sich diese Differenzirung in dem schon vorher am Orte befindlichen und während der Differenzirung daselbst verbleibenden Materiale, also im ruhenden Dottermateriale durch directe Umbildung der Dotterzellen vollzieht.“

Und an anderer Stelle heisst es: „Da das auf die erwähnte Weise nachträglich zu Keimblättern differenzirte Dottermaterial in seinem, den Leib der Zelle bildenden Material durch die Operation vielfach in Unordnung gebracht worden war, und da auch das Kernmaterial der aus ihm nachträglich gebildeten Zellen nicht durch eine typische Vertheilung seinen Platz erhalten hatte, sondern, von dem Furchungskern theils der operirten, theils der nicht operirten Eihälfte abstammend, zufälligen Momenten seine Lagerung verdankte, so konnte die für die normale Entwicklung denkbare Annahme, dass an typischen Orten immer typisches, zu ganz bestimmter, selbständiger Entwicklung befähigtes Material gelagert sei, und dass desshalb eine ordentliche Keimblattbildung vor sich gegangen sei, in diesem Falle nicht zulässig erscheinen. Sondern wir müssen schliessen, dass die Ursache für diese typische Weiterbildung der Keimblätter der entwickelten Hälfte innerhalb der noch unentwickelten Eihälfte auf Kräften beruht, welche von den Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen.“

Die Postgeneration der Keimblätter und Organe geht nach Roux sowohl an der ventralen als an der dorsalen Unterbrechungsfläche der Halbembryonen vor sich. So bildet sich bei Hemiembryones laterales von der Medullarplatte der einen Seite aus die fehlende andere Hälfte und zwar in cephalocaudaler Richtung fortschreitend. Dagegen geht bei Hemiembryones anteriores die Postgeneration der hinteren Hälfte der Medullarplatte in einer etwas abweichenden Weise vor sich (33, p. 67—69). „Ekto- und Entoblast gehen am hinteren Rande der Medullarplatte continuirlich ineinander über, es stossen daher in diesem Bereich die Keimblätter nicht mit einem freien Seitenrand an die Dotterzellen, sondern die geschlossenen Schichten sind stets durch einen Spalt von der Dottermasse der hinteren Hälfte geschieden. Da trotzdem Postgeneration stattfindet, so müssen die betreffenden Zellen in der Schicht selber producirt werden und das dazu nöthige Material von den Seiten her genommen werden.“

Die Ergänzung des fehlenden Medullarwulstes bei seitlichen Halbbildungen oder der hinteren Hälfte bei vorderen Halbbildun-

gen soll sich oft sehr rasch innerhalb eines halben Tages vollziehen. Aber auch in diesen Fällen will Roux die Postgeneration nicht „als verspätete, aber normaler Weise sich vollziehende Entwicklung ansehen". Denn es findet bei ihr keine eigentliche Gastrulation statt (33, p. 86).

Ferner vermuthet Roux, dass durch Postgeneration aus Embryonen mit Urmundspalte (Asyntaxia medullaris) (35, p. 38) Doppelmissbildungen entstehen könnten. Er lässt das Hornblatt, die Seminedulla, die Semichorda und unterhalb der Chorda das Mittelblatt frei enden und mit diesen Unterbrechungsflächen direct an Dotterzellen anstossen, in welchen dann nach seiner Meinung die abhängige Differenzirung vor sich gehen würde. Auf diese Weise würde „jede Antimere in dem Dotter unter Umwandlung desselben räumlich successive fortschreitend soweit ein Stück der anderen Hälfte postgeneriren, bis beide Bildungen in der Medianebene des ganzen Eies zusammenstossen".

Der bisher betrachteten ersten Art der Postgeneration unter Verwendung des Materiales der operirten Eihälfte stellt Roux in seinen letzten Mittheilungen eine zweite Art zur Seite, welche er die hemiooplastische nennt. Seiner ersten Hauptarbeit fügt er jetzt den Nachtrag hinzu, dass es ihm mehrfach gelungen sei, auch beim Frosch aus einem halben Ei ohne Betheiligung der anderen operirten Furchungszelle einen ganzen Embryo, also einen richtigen „Hemiooholoplasten" heranzuziehen. Beide Arten seien übrigens nicht principiell von einander verschieden. „Dies geht schon", bemerkt Roux, „daraus hervor, dass vollkommene Postgeneration unter bloss theilweiser Verwendung vom Dotter der anderen Hälfte vorkommt. Ich besitze alle Uebergangsstufen von der Postgeneration unter vollkommener Verwendung des Dotters der anderen Hälfte, durch die Stufe halber Verwendung desselben bis zu keiner Verwendung dieses Materiales. Die auf diese verschiedenen Weisen gebildeten Embryonen unterscheiden sich wesentlich nur der Grösse nach, etc.".

Durch was für Zellen und auf welche Weise wird bei der zweiten Art der Postgeneration der Defect ersetzt? Hierzu bemerkt Roux: „Bei der hemiooplastischen Postgeneration werden ebenso wie bei der Regeneration in erheblicher Ausdehnung, vom Defectrand ausgehend, bisher am Aufbau bestimmter Organe oder Keimblatttheile betheiligte Zellen eine andere Verwendung er-

halten; und die so in ihrem Zellbestand geschmälerten Gebilde werden durch Aufnahme distal vom Defect liegender Zellen wenigstens theilweise sich wieder completiren, etc.". „Dieselben Zellen dienen also dabei nacheinander zum Aufbau verschiedener Organe oder Organtheile" (35, p. 49). „Es finden vielleicht von der abnormen Nachbarschaft aus abnorme Einwirkungen statt, welche die post- resp. regenerativen Vorgänge in den normalen Zellen auslösen und so lange unterhalten, bis jede Zelle wieder vollkommen die normale Nachbarschaft hat" (35, p. 48).

Von den hier ausführlich referirten Vorgängen, welche Roux als eigenthümlich für die Postgeneration beschrieben hat, habe ich an den zahlreichen, zu Experimenten verwandten Froscheiern, die theils von der Fläche, theils auf Schnittserien untersucht wurden, nichts wahrnehmen können. Nie habe ich beobachtet, dass sich bei einem verletzten Ei erst eine halbe Medullarplatte angelegt hat und dass dann nachträglich in einem an sie angrenzenden, ungeordneten Material von Dotterzellen die andere Hälfte sich ihr gewissermaassen plötzlich ankrystallisirt habe. Und ebenso wenig habe ich etwas derartiges an der Chorda oder den neben ihr gelegenen Ursegmenten bemerkt[1]. Zwar ist bei manchen Embryonen die Medullarplatte links und rechts von der Medianebene ungleich entwickelt (Taf. XLIV, Fig. 5 u. 7; Taf. XLII, Fig. 18—20, 22; Taf. XLIII, Fig. 8). Doch hat sich mir auch in solchen Fällen kein Anhaltspunkt für die Roux'sche Hypothese ergeben, dass hier die minder entwickelte von der besser entwickelten Hälfte nachträglich „postgenerirt" worden sei, vielmehr

1) Anmerkung. Ich verweise hier auch auf die Kritik von Weismann, der in seinem Keimplasma sagt: „Dass in jenen Fällen, in welchen die andere Hälfte des Embryo sich nachträglich ergänzte, diese Ergänzung auf dem Wege einer Art von Zellen-Infection stattgefunden habe, der Art, dass das blose Anstossen z. B. an Ektodermzellen die noch undifferenzirten Zellen der operirten Eihälfte bestimmte, sich ebenfalls zu Ektodermzellen auszugestalten, das Anstossen an Mesoblastzellen aber sie zu Mesoblastzellen bestimmte, — einer solchen, alle unsere bisherigen Anschauungen über den Haufen werfenden Annahme könnte ich nur zustimmen, wenn unwiderlegliche Thatsachen sie bewiesen" (43, p. 192).

bietet sich für die vorliegenden Asymmetrieen folgende, sehr einfache und naheliegende Erklärung dar:

In dem in Zellen zerlegten Abschnitt des Eies ist die Gastrulaeinstülpung asymmetrisch erfolgt. Daher kommt bei Ausbildung der Urmundnaht die Verwachsungslinie nicht in die Mitte zu liegen, sondern ist auf der einen Seite an den Rand des Zerstörungsfeldes näher herangerückt. Die Medullarplatte entsteht aber aus dem zu beiden Seiten der Urmundnaht gelegenen Bezirk des äusseren Keimblatts. Da nun der an den zerstörten Dotter unmittelbar angrenzende Bezirk sich unter ungünstigeren Bedingungen als der andere befindet, wird die auf ihm entstehende Rückenmarkshälfte in der Entwicklung etwas zurückbleiben und eventuell kümmerlich ausfallen müssen. Mithin können wir sagen, dass die Ungleichheit in der Ausbildung der Nervenplatte in der Art der Gastrulation schon begründet ist. Mit einer Postgeneration haben diese Fälle nichts zu thuen.

Auch dass die Verkümmerung, wie Roux sich ausdrückt, „in cephalocaudaler Richtung" zunehmen muss, ist aus den Verhältnissen, wie normaler Weise die Gastrulation verläuft, leicht verständlich. Denn bei der sich von vorn nach hinten vollziehenden Urmundbildung rückt das hintere Ende der Urmundnaht immer näher an die Grenze der zerstörten Dottermasse heran, so dass nach hinten die Verkümmerung zunehmen muss.

Der Missgriff, den Roux mit seiner Lehre von der Postgeneration gethan hat, tritt besonders deutlich bei seiner Hypothese der Entstehung von Doppelmissbildungen zu Tage. Nach derselben sollen sich Froscheier, die Urmundspalte zeigen, dadurch in Doppelbildungen umwandeln können, dass die linke und die rechte durch den Spalt getrennte Embryonalhälfte (halbe Medullarplatte und Chorda, einfache Reihe von Ursegmenten etc.) die fehlende Hälfte durch Postgeneration in der anliegenden Dottermasse ergänzt. Demgegenüber habe ich durch Beobachtung der späteren Entwicklungsstadien der mit Spina bifida behafteten Eier feststellen können, dass ein derartiges Ereigniss in Wirklichkeit niemals eintritt (20). Fast stets entwickelten sich leidlich normale und zwar einfache Embryonen, indem die beiden Urmundränder, die sich vor ihrer Verwachsung in halbe Medullarplatte, Chorda und Ursegmente gesondert hatten, noch

nachträglich sich einander näherten und so die aus der Spalte früher hervorsehende Dottermasse allmählich zudeckten, ja sogar von vorn nach hinten unter einander vollständig zu verwachsen begannen (und zwar die beiden Medullarhälften und die beiden Chordahälften unter einander)[1].

Ebensowenig wie die Theorie der Doppelmissbildungen durch Postgeneration kann ich endlich das unterschreiben, was uns Roux über seine zweite Art der Postgeneration, die er hemiooplastische nennt, mittheilt.

In einigen wenigen Fällen hat Roux aus der einen Hälfte des Eies ohne Benutzung der zerstörten anderen Hälfte einen vollständigen Embryo (Hemiooholoplasten) sich entwickeln sehen, wie er, die Ergebnisse seiner früher veröffentlichten Hauptarbeit (33) ergänzend, nachträglich noch berichtet (35). Anstatt nun zuzugeben, dass in diesen Fällen sich aus dem halben Ei ein ganzer Embryo auf directem Wege gebildet habe, sucht Roux auch hier die von ihm vertretene Lehre der organbildenden Keimbezirke aufrecht zu erhalten. Auch hier soll aus dem vom halben Ei abstammenden Zellmaterial erst eine halbe Gastrula und dann ein halber Embryo, wie es die Theorie verlangt, entstanden sein; darauf soll sich wieder die Halbbildung, jetzt aber ohne Benutzung der zerstörten Hälfte aus „wanderndem Zellenmaterial" ihres eigenen Halbkörpers zur Ganzbildung postgenerirt haben (siehe Referat. Seite 781).

Da sich aus den bisher vorliegenden, nur kurz gehaltenen Angaben von Roux nicht genau ersehen lässt, was in der Dar-

1) Anmerkung. Bei dieser Gelegenheit muss ich noch in einem Punkt, welcher die Embryonen mit Urmundspalte betrifft, einer Auffassung von Roux entgegentreten. Roux hat nämlich Froschembryonen mit einem hohen Grad von Spina bifida den Namen Anentoblastia gegeben, weil ihnen ein Darmentoblast fehle. Nach seiner Auffassung würde zum Beispiel das auf Taf. XLIII, Fig, 13 abgebildete Ei und ebenso das Ei auf Taf. XLIV, Fig. 3 in die Kategorie der Anentoblastia gehören. Ich habe schon früher (20) gegen diese Bezeichnung Einspruch erhoben und habe dadurch wieder eine Entgegnung von Roux (35, p. 34) hervorgerufen. Auch jetzt kann ich wie vordem meine Meinung nur dahin abgeben, dass in allen Fällen von Spina bifida bei Froschembryonen von einem Fehlen des Darmentoblast keine Rede sein kann, da derselbe ja durch die Masse der Dotterzellen repräsentirt wird und dass mithin die Bezeichnung Anentoblastia keine zutreffende ist.

stellung des Entwicklungsganges eines Hemiooplasten wirklich auf Beobachtung und was auf Conjecturen beruht, muss ich mich einstweilen begnügen, meine Zweifel auch hinsichtlich dieses Punktes ausgesprochen zu haben.

2) Selbstregulirung des durch äussere Eingriffe gestörten Entwicklungsprocesses.

Wie meine Experimente im Gegensatz zu Roux gelehrt haben, kann sich sowohl die eine Hälfte des Eies allein bei totaler Zerstörung der anderen Hälfte als auch die eine Hälfte, vermehrt um einen bald grösseren, bald kleineren, entwicklungsfähig gebliebenen Bruchtheil der anderen nur partiell zerstörten Hälfte zu einem ziemlich normal beschaffenen, nur mit Defecten an untergeordneten Körpergegenden versehenen Embryo auf directem Wege entwickeln, das heisst, unter Ablauf derselben Processe, durch welche die normale Ontogenese der betreffenden Thierart bewirkt wird. Es findet hierbei gewissermaassen eine Selbstregulirung statt, auf welche jetzt noch in wenigen Sätzen die Aufmerksamkeit gelenkt sei.

Zunächst wird bei Zerstörung einer Hälfte der Schwerpunkt des Eies ein etwas veränderter werden, indem durch die Zerlegung in Zellen und die Ausbildung der Furchungshöhle das Dottermaterial der entwicklungsfähigen Hälfte gelockert werden und einen grösseren Raum einnehmen wird als der unentwickelt gebliebene Theil. Derselbe wird in Folge dessen sich mehr nach abwärts senken und zum zelligen Theil eine ähnliche Lage einnehmen, wie der Nahrungsdotter zur Keimscheibe.

Zweitens finden Umordnungen im Zellenmaterial statt, wodurch die Keimblasenhöhle fast allseitig einen zelligen Ueberzug erhält, so dass sie zuweilen gar nicht, meist aber nur an einer kleinen Stelle direct an die zerstörte Dottermasse anstösst.

Bei anderen Objecten ist die Selbstregulirung des Entwicklungsprocesses bei der einen Eihälfte nach ihrer Trennung von der anderen eine weit mehr in die Augen springende, wie bei den Echinodermen und namentlich beim Amphioxus (47). Hier beginnt sich schon bald auch der Abtrennung die halbkugelige Theilhälfte

mehr oder minder abzurunden und theilt sich dann in ähnlicher Weise weiter wie die ganze Eizelle. Es entsteht eine geschlossene, normale Keimblase nur von halber Grösse.

Der Unterschied in beiden Fällen ist leicht erklärlich. Bei den Echinodermen und beim Amphioxus haften die ersten beiden Theilhälften des Eies lockerer zusammen, so dass eine vollständige Isolirung von einander möglich ist. Beim Froschei dagegen schliessen die in eine eng anliegende Dotterhaut eingehüllten Theilhälften mit breiten Flächen so fest aneinander, dass jeder Versuch sie zu trennen ein vergeblicher ist. Entwicklungsfähige und operirte Hälfte, von denen die letztere auch noch ausserdem durch den Eingriff nur partiell geschädigt ist, bilden daher formal noch ein Ganzes und verhalten sich zu einander ähnlich wie die Keimscheibe und der Nahrungsdotter meroblastischer Eier.

Die Selbstregulirung des Entwicklungsprocesses bethätigt sich beim Froschei in einer auffälligen Weise erst mit dem Beginn der Gastrulation. Wie aus der Mehrzahl der von mir untersuchten Objecte hervorgeht, entsteht die erste Einstülpung an der Stelle des Dotterfeldes, welche im Grossen und Ganzen die Mitte des entwicklungsfähigen Zellmaterials einnimmt (siehe Schema 16, Taf. XLIV). In der Nähe der zerstörten Substanz wird sie in der Regel nicht beginnen (Schema 15) einmal weil erstere auf das angrenzende Zellmaterial vielleicht einen hemmenden Einfluss ausübt, zweitens aber hauptsächlich wohl deswegen, weil nur von der mit einem Stern bezeichneten Stelle aus gerechnet das Zellmaterial der Keimblase in symmetrischer Weise vertheilt ist. Die Stelle der ersten Einstülpung liegt in der Richtung der Symmetrieebene des Eies. So nehme ich auch hier denselben Factor als wirksam an, der bei der normalen Keimblase über den Ort der ersten Urmundeinstülpung mit entscheidet: nämlich die Art der Massenvertheilung der entwicklungsfähigen Substanz (siehe Seite 730 und 734).

Der Ort, wo die Gastrulaeinstülpung beginnt, ist nun aber gewissermaassen der Krystallisationsmittelpunkt für die Entstehung aller Organe. Indem von dieser Stelle aus die Zellen allmählich in den Einstülpungsprocess in geordneter Folge hineingezogen werden, werden sie in das wechselseitige Lageverhältniss zu einander gebracht, welches über ihre spätere Verwendung und Rolle im Organismus entscheidet. Die Lage der ersten Gastrulaein-

stülpung gibt hinsichtlich der weiteren Verwendung des Zellmaterials im Entwicklungsprocess den entscheidenden Ausschlag.

So wird bei der im Schema 16 gezeichneten Lage der ersten Urmundeinstülpung ein Embryo mit gleichmässig entwickelter linker und rechter Rückenhälfte zu Stande kommen müssen. Ist dagegen die Einstülpung ein wenig nach einer Seite verschoben, so wird auf dieser der Urmund bei seiner Vergrösserung nach hinten früher als auf der andern Seite auf den zerstörten Dotter stossen müssen, ferner werden während der Ausbildung der Urmundnaht linke und rechte Hälfte ungleich ausfallen, indem die eine sich in grösserer Nähe des Zerstörungsfeldes befindet und von ihm in seiner Ausbildung beeinflusst wird, wie die etwas asymmetrisch entwickelten Embryonen Fig. 5 und 7 auf Taf. XLIV lehren. Zugleich ergibt sich aus dem natürlichen Verlauf des Entwicklungsprocesses, dass die Störung von vorn nach hinten zunehmen muss, weil die Urmundeinstülpung sich bei ihrer Ausdehnung immer mehr der zerstörten Substanz nähern muss.

Während der Einstülpung kommt die zerstörte Substanz immer nahe an die Bauchseite und das hintere Ende des Embryos zu liegen; sie wird durch den Entwicklungsprocess selbst an Orte geschafft, wo sie in den formativen Process am wenigsten eingreift.

In der hier nur kurz skizzirten Weise findet bei störenden Eingriffen in den Entwicklungsgang eine Selbstregulirung desselben statt und wird trotz aller Hemmnisse ein Endresultat erreicht, welches als ein zweckmässiges bezeichnet werden kann. Ein solches Geschehen ist natürlich nur bei einer Substanz möglich, in welcher der Theil mit ähnlichen Eigenschaften wie das Ganze ausgerüstet ist. Daher beweist auch dieser zweite Abschnitt unserer Untersuchung wie der erste die Unhaltbarkeit der Mosaiktheorie und der Theorie der organbildenden Keimbezirke.

Ich beschränke mich auf diese Andeutungen, da ich wahrscheinlich bald noch Gelegenheit nehmen werde, von anderen Gesichtspunkten aus in mehr allgemeiner Weise die Frage der Präformation und Epigenese zu beleuchten.

Zusammenfassung der allgemeinen Ergebnisse.

1. Durch verschiedenartige Compression und Veränderung der äusseren Form des Amphibieneies wird der Verlauf des Furchungsprocesses, die Richtung und Aufeinanderfolge der Theilebenen und die Grösse der Furchungszellen in ganz ausserordentlicher Weise abgeändert.

2. Die Richtung der Theilungsebenen lässt sich in jedem einzelnen Fall aus der Form und Differenzirung des den Kern umhüllenden, protoplasmatischen Körpers (aus der Form der Zelle und der Vertheilung des Protoplasmas und der Protoplasmaeinschlüsse) erklären.

3. Aus der Vergleichung der Richtung der ersten Theilungsebenen, wie sie sich unter normalen und abnormen Verhältnissen gesetzmässig ausbilden, mit den Hauptrichtungen des aus dem Ei entstehenden Embryo ergibt sich in unwiderleglicher Weise, dass zwischen beiden ein ursächlicher, gesetzmässiger Zusammenhang nicht besteht und dass die Stellung der Medianebene des Embryo nicht durch die Stellung der ersten oder zweiten Furchungsebene bedingt wird. (Vergleiche hiermit § 8 f.)

4. Bei den verschiedenen Modificationen des Furchungsprocesses werden die aus dem ersten Furchungskern durch aufeinanderfolgende Theilungen erzeugten Kerngenerationen Theilen des Dotters, die im Eiraum eine sehr verschiedene Lage einnehmen, zugetheilt und mit ihnen zu einem Zellkörper verbunden. Die Kerne werden im Eiraum „wie ein Haufen von Kugeln durcheinander gewürfelt" (Driesch). Schema Fig. 18—25. Taf. 44.

5. Wie durch die Theilebenen nicht Stücke des Dotters, die für bestimmte Stücke des Embryo (linke und rechte Körperhälfte, Kopf- und Schwanztheil, Bauch und Rücken) präformirt sind, von einander gesondert werden, so werden durch den Kerntheilungsprocess auch nicht qualitativ verschiedene Substanzen des Furchungskerns auseinander gelegt und auf die verschiedenen Zellen zur Vertheilung gebracht. Hiermit ist, wie schon Driesch bemerkt hat, die Theorie von Weismann und Roux widerlegt, nach welcher durch die verschiedene Qualität der Kerne den einzelnen Furchungszellen ein besonderer Charakter aufgeprägt und ihre weitere Verwendung im Entwicklungsprozess vorausbestimmt werden soll. Denn trotz der Durcheinanderwürfelung des Kern-

materiales im Eiraum entstehen in allen Fällen normal gebaute Embryonen mit normal gelagerten Organen.

6. In Bezug auf die Theorie der organbildenden Keimbezirke gilt die Lehre von der Isotropie der Eizelle, insofern im Dotter keine für einen bestimmten Organtheil vorausbestimmten, qualitativ ungleichen Substanztheile, (keine Leber-, Niere-, Retina-, Haut-bildenden Stoffe) in bestimmter räumlicher Anordnung enthalten sind. Wenn es auch möglich wäre, die einzelnen Organe durch rückläufige Verfolgung des Entwicklungsprocesses auf bestimmte, kleinste, im Eiraum angeordnete Theile der unbefruchteten oder befruchteten Eizelle zurückzuführen (jedes Spätere muss natürlich von etwas Vorausgegangenem herrühren), so würde dadurch für das causale Verständniss des Entwicklungsprocesses nicht das Geringste gewonnen sein. Denn die Inhaltstheilchen des Eiraums (der Keimscheibe z. B.), bei denen wir zuletzt anlangen, sind ihren Eigenschaften nach nicht für ihre spätere Verwendung specificirt, da der Eiinhalt sich mit der Nadel durcheinanderrühren, (Froschei beim Anstechen) und um erhebliche Bruchtheile verringern lässt (Frosch-, Seeigel-, Amphioxusei), trotzdem aber normal gebildete Embryonen liefert. Der anfänglich isotrope Inhalt des Eies wird erst durch die Processe der Zellvermehrung und die weiter anschliessenden Stufen der Entwicklung, welche mit chemisch-physikalischen, ausserordentlich wichtigen Stoffwandlungen (zum Beispiel Vermehrung der Kernsubstanz) einhergehen, immer mehr organisirt und im Einzelnen specificirt.

7. Die in § 6 genauer definirte Isotropie des Eiinhalts steht nicht im Widerspruch mit den Thatsachen, dass das Ei schon als Zelle in bestimmter Weise organisirt ist, dass es aus verschiedenen Substanzen von ungleichem specifischem Gewicht und von verschiedenem Werth für die Lebensprocesse (aus Protoplasma und Dottereinschlüssen) besteht, und dass diese Substanzen zum Theil ihrer Schwere nach im Eiraum ungleich vertheilt sind. (Differenzirung des Eiinhalts.)

8. Die Form des Eies und die Differenzirung seines Inhalts übt auf eine grosse Reihe von Entwicklungsprocessen einen richtenden Einfluss aus, wie dies selbstverständlich ist, da sich der embryonale Körper aus den Massentheilchen des Eies auf-

bauen muss. In diesem Sinne erscheint das Ei gewissermaassen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss.

a) Von der Form und Differenzirung des Eies wird die Stellung der drei ersten Furchungsebenen u. s. w. beeinflusst (Tritonei, Froschei etc.)

b) Der Vertheilung der Massentheilchen des befruchteten Eies entspricht die Massenvertheilung in der Keimblase, da bei der Zerlegung in Zellen die räumliche Anordnung der Substanzen von ungleichem Gewicht keine Aenderung erfährt. (Polar differenzirte Keimblase der Amphibien, Keimblase mit ungetheiltem Nahrungsdotter der meroblastischen Eier.)

c) An Keimblasen mit ungleich differenzirten Wandungen kann sich die Gastrulaeinstülpung nur auf einem bestimmten Gürtel der Kugeloberfläche, der als Randzone bezeichnet wurde, bilden. Die Randzone liegt je nach dem Dotterreichthum des Eies entweder unterhalb des Aequators der Eikugel (Amphibien) oder oberhalb desselben (meroblastische Eier). Je nachdem gewinnen die sich bildenden Embryonen eine feste Orientirung zur Eioberfläche, die bei Amphibien, Fischen, Reptilien und Vögeln gemäss der verschiedenen Organisation ihrer Eizellen verschieden ausfällt.

d) Aus ovalen oder längsgestreckten Eiern geht auch eine ovale oder längsgestreckte Keimblase, aus dieser eine ebenso orientirte Gastrula u. s. w. hervor, da die ursprünglich gegebene Massenvertheilung der Eisubstanzen vom vorausgehenden auf das nachfolgende Entwicklungsstadium übertragen wird. (Ovale Eier von Triton, Insecteneier etc.)

e) Wenn manchen Eiern ausser ihrer polaren Differenzirung auch noch eine bilateral-symmetrische Organisation in der Vertheilung ihrer Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem physiologischem Werth zukommt, so muss dieselbe gleichfalls eine bilateral symmetrische Form der Keimblase zur Folge haben, wodurch der Ort der Gastrulaeinstülpung im Bereich der Randzone noch genauer bestimmt sein wird.

f) Bei polar differenzirten Eiern, die entweder einen längeren Durchmesser oder eine bilateral-symmetrische Organisation besitzen, kann unter normalen Verhältnissen die Richtung der

beiden ersten Theilungen mit der Richtung der späteren Hauptebenen des Embryo annähernd zusammenfallen. Die Ursache für dieses Zusammentreffen ist schon in dem Bau der Eizelle gegeben. So erklären sich die Beobachtungen von van Beneden und Julin am Ascidienei, von Wilson am Ei von Nereis, von Roux am Ei von Rana esculenta, von mir an Eiern von Triton etc.

g) Bei der Gastrulation des Amphibieneies findet eine Drehung um eine Axe statt, welche die Symmetrie- und Gleichgewichtsebene rechtwinklig schneidet.

8. Auf Eier, die aus ungleich schweren und ungleich vertheilten Substanzen bestehen, übt die Schwerkraft auf den Anfangsstadien der Entwicklung einen richtenden Einfluss aus, so dass sie im Raum ihrer Schwere noch genau orientirt sind. Bei bilateral-symmetrischen Eiern ist die Symmetrieebene dann zugleich auch eine Gleichgewichtsebene, und stellt sich daher im Raum lothrecht ein. (Eizelle, Blastula und Gastrula der Amphibien.)

Je nachdem die Reservestoffe schwerer oder leichter als das Protoplasma sind, ist die vegetative Hälfte der Eizelle etc. entweder nach unten oder nach oben gekehrt. Ersteres ist bei Amphibien, Reptilien und Vogeleiern, letzteres bei den Eiern von Ascidia (van Beneden und Julin) und bei einigen pelagischen Fischeiern mit Oelkugel der Fall.

9. Wenn solche Eier gezwungen werden sich in Zwangslage zu entwickeln, sei es dass sie ihrer Schwere entgegen im Raum umgekehrt orientirt sind, sei es dass durch Compression zwischen Glasplatten erzeugte Reibungswiderstände die Orientirung nach der Schwere behindern, so entstehen asymmetrische Embryonen mit ungleich entwickelten Körperhälften. Die Schwerkraft übt daher auch auf die Formbildung der Embryonen in gewissem Maasse einen Einfluss aus (siehe Taf. XLI).

---

10. Bei vollständiger Zerstörung von einer der beiden ersten Theilhälften des Eies (durch eine erwärmte Nadel oder durch den galvanischen Strom) entwickelt sich die überlebende Hälfte zu einem ziemlich normal beschaffenen, nur mit Defecten an untergeordneten Körpergegenden versehenen Embryo.

11. Bei nur theilweiser Zerstörung der einen Eihälfte, kann

ein entwicklungsfähig gebliebener, bald grösserer bald kleinerer Bruchtheil noch nachträglich in Zellen zerlegt und dem Entwicklungsprocess der nicht geschädigten Eihälfte angeschlossen werden, indem er zur Vermehrung der den Embryo bildenden Zellmasse dient. Die nachträgliche, dem Grad der Schädigung entsprechend verzögerte Zerlegung in Zellen geht entweder von dem nicht zerstörten Kern der verletzten Eihälfte aus oder, wenn die Trennung von der anderen Hälfte noch keine vollständige war, erfolgt sie durch Uebergreifen des Theilungsprocesses von der gesunden auf die geschädigte Hälfte unter Ueberwandern von Kernen von der einen auf die andere Seite.

12. Die Entwicklung der nicht verletzten Eihälfte (allein oder zuzüglich eines Bruchtheils der nur theilweise zerstörten anderen Hälfte) geschieht unter Ablauf derselben Processe, durch welche die normale Ontogenese der betreffenden Thierart bewirkt wird.

13. Die zerstörte Dottersubstanz spielt in der Entwicklung des überlebenden Eirestes eine ähnliche Rolle wie der Nahrungsdotter im Verhältniss zum Bildungsdotter bei meroblastischen Eiern.

14. Es findet weder eine Wiederbelebung der zerstörten Eihälfte, noch der von Roux beschriebene Process der Postgeneration statt.

15. Embryonen mit Urmundspalte können sich nicht auf dem Wege der Postgeneration zu Doppelmissbildungen umgestalten.

16. Durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen konnte weder eine Semigastrula lateralis, noch eine S. anterior oder posterior, weder ein Hemiembryo lateralis noch ein H. anterior oder posterior willkürlich erzeugt werden.

17. Bei störenden Eingriffen findet in hohem Maasse eine Selbstregulirung des Entwicklungsprocesses statt, wodurch auch unter veränderten Verhältnissen noch ein normales Entwicklungsprodukt zu Stande kommen kann. (Umlagerung von Zellen, Verlegung des Ortes der Gastrulaeinstülpung im Bereich der Randzone etc. Absonderung der nicht entwicklungsfähigen von der sich entwickelnden Substanz, Umwachsung und Auflösung der ersteren etc).

18. Die durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen gewonnenen Ergebnisse beweisen ebenso wie die Compressionsversuche die Unhaltbarkeit der Mosaiktheorie, der Theorie der

organbildenden Keimbezirke und der Keimplasmatheorie von Weismann.

19. Das Ei ist ein specifisch organisirter Elementarorganismus, der sich auf epigenetischem Wege durch Vervielfältigung in Zellen und nachträgliche Differenzirung derselben entwickelt.

20. Da jeder Elementartheil durch Theilung der Anlage (des befruchteten Eies) entsteht, enthält er auch die Anlage zum Ganzen und wird erst während des Entwicklungsprocesses je nach der Stellung, welche er im Verhältniss zum jeweiligen Gesammtorganismus (der Keimblase, der Gastrula etc.) einnimmt, unter Bildung von Plasmaprodukten immer genauer specificirt und differenzirt.

Beweise. a) Ein vollständiger Organismus kann sich sowohl aus dem ganzen Ei, als auch aus einem Bruchtheil seiner Theilprodukte entwickeln, aus einer der beiden oder selbst der 4 ersten Furchungszellen. Je nach diesem oder jenem Verlauf der Entwicklung müssen Zellen, die nach ihrer Abstammung gleichartig sind, in sehr verschiedener Weise bei der Organisation des Ganzen verwandt werden.

b) Eine Durcheinanderwürfelung des Kernmateriales durch Abänderung des Furchungsprocesses, wodurch in den einzelnen Fällen der Abstammung nach gleichwerthige Kerne mit ungleichen Raumtheilen des Eidotters zu Zellen vereinigt werden, hat auf den Verlauf der Entwicklung keinen Einfluss.

c) Wenn die Gastrulaeinstülpung an verschiedenen Stellen der Randzone der Keimblase sich bilden und durch äussere Eingriffe in ihrer Lage beeinflusst werden kann, so werden die Zellen, je nachdem hier oder dort die Einstülpung auftritt, in sehr verschiedener Weise für die weitere Entwicklung verwandt werden müssen.

d) Das Gleiche gilt, wenn bei der ausnahmsweisen Entstehung von Doppel- und Mehrfachbildungen anstatt einer zwei oder mehr Gastrulaeinstülpungen an mehreren Stellen der Randzone sich bilden. Im Anschluss an eine doppelte Gastrulaeinstülpung entstehen dann zum Beispiel auch anstatt zweier 4 Ohrbläschen, Augenbläschen, Geruchsgrübchen etc.

e) Wenn sich bei Entwicklung der Froscheier ihrer Schwere

entgegen abnorme asymmetrische Embryonen ausbilden, muss das durch den Furchungsprocess entstandene Zellmaterial ebenfalls in einer anderen Weise für die Embryonalbildung verwendet worden sein, als bei der Entstehung symmetrischer Embryonen bei normaler Entwicklung.

f) Das Gleiche lehren die sehr verschieden geformten Tritonlarven, die sich bei Umschnürung des zweigetheilten Eies mit einem Cocconfaden entsprechend der ersten Theilebene unter ungleicher Verwendung des Zellmateriales entwickelt haben. (Siehe Taf. XLI, Fig. 16—18, 31—36.)

g) Bei Entwicklung der Froscheier ihrer Schwere entgegen kann sich eine Urmundlippe nach aussen weit umschlagen, was zur Folge hat, dass sich die Urmundnaht zwischen dem normalen Urmundrand der einen Seite und dem Umschlagsrand der entgegengesetzten Lippe ausbildet (Taf. XLI, Fig. 1—3, 27). Die Differenzirung von Chorda und Medullarplatte geschieht unter diesen Umständen an einem ganz anderen Zellenmaterial als bei der normalen Entwicklung.

21. An Stelle der Mosaiktheorie von Roux und der Keimplasmatheorie von Weismann tritt die Theorie der Entwicklung durch regulirende Wechselbeziehungen der Embryonalzellen (später der Gewebscomplexe und Organe).

Literatur.

1. Barfurth, Halbbildung oder Ganzbildung von halber Grösse? Anatomischer Anzeiger, 1893.
2. Derselbe, Experimentelle Untersuchung über die Regeneration der Keimblätter bei den Amphibien, u. Ueber organbildende Keimbezirke und künstliche Missbildungen des Amphibieneies. Anatomische Hefte, 1893.
3. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik. Leipzig, 1886.
4. Born, Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. 24.
5. Derselbe, Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anatomischer Anzeiger, 1893.

6. Braem, Das Princip der organbildenden Keimbezirke und die entwicklungsmechanischen Studien von Driesch. Biologisches Centralblatt, Bd. XIII, 1893.
7. Chabry, Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journal de l'anat. et de physiol. 1887.
8. Chun, Die Dissogonie der Rippenquallen. Festschrift f. Leuckart. 1892.
9. Driesch, H., Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden Furchungszellen der Echinodermenentwicklung. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 53.
10. Derselbe, Entwicklungsmechanisches. Anatom. Anzeiger, 1892.
11. Derselbe, Entwicklungsmechanische Studien. III—VI. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 55.
12. Derselbe, Zur Theorie der thierischen Formbildung. Biologisches Centralblatt, Bd. XIII, 1893, No. 9 u. 10.
13. Derselbe, Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anatomischer Anzeiger, 1893, No. 10 u. 11.
14. Fiedler, Entwicklungsmechanische Studien an Echinodermeneiern. Festschrift der Universität Zürich für Herren v. Nägeli und v. Kölliker, 1891.
15. Herbst, C., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss der veränderten chemischen Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung der Thiere. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, 11. Bd., 1./2. Heft.
16. Hertwig, Oscar, Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. 1884. Jena, Fischers Verlag.
17. Derselbe, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena, 1884.
18. Derselbe, Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena, 1887.
19. Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 36, 1890.
20. Derselbe, Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikroskop. Anatomie, Bd. 39.
21. Derselbe, Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen. Ein Vortrag. Berlin, Hirschwald, 1892.
22. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Sitzungsber. d. Königl. Preuss. Akademie d. Wissensch. zu Berlin, 1893, 18. Mai.
23. Derselbe, Die Zelle und die Gewebe. 1893.
24. Loeb, Investigations in physiological morphology. 3 Experiments on cleavage. Journ. Morph. Bost. Vol. 7, 1892.
25. Morgan, Experimental Studies on Teleost Eggs. Anatomischer Anzeiger, 1893.

26. Pflüger, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXI.
27. Derselbe, Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen und auf die Entwicklung des Embryo. Archiv f. d. ges. Physiologie, Bd. XXXII.
28. Derselbe, Ueber die Einwirkung der Schwerkraft und anderer Bedingungen auf die Richtung der Zelltheilung. Ebenda, Bd. XXXIV.
29. Rauber, Formbildung und Cellularmechanik. Morphol. Jahrb. Bd. VI und Neue Grundlage zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrbuch, 1883, Bd. 8.
30. Roux, Wilhelm, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschrift für Biologie, Bd. XXI, München 1885.
31. Derselbe, Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Eine biologische Untersuchung. Leipzig 1883.
32. Derselbe, Ueber die Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo im Ei und über die erste Theilung des Froscheies. Aus der Breslauer ärztl. Zeitschrift, 1885.
33. Derselbe, Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv, Bd. 114, Berlin 1888.
34. Derselbe, Zur Frage der Axenbestimmung des Embryo im Froschei. Biologisches Centralblatt, Bd. VIII, No. 13, 1888.
35. Derselbe, Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Aus den Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 6. Versammlung in Wien 1892.
36. Derselbe, Ueber Mosaikarbeit und neuere Entwicklungshypothesen. Aus den anatomischen Heften von Merkel u. Bonnet, 1893.
37. Derselbe, Ueber die Spezifikation der Furchungszellen und über die bei der Postgeneration und Regeneration anzunehmenden Vorgänge. Biologisches Centralblatt, 1893, No. 20—22.
39. Derselbe, Ueber die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo. Anatomischer Anzeiger, 1893, No. 18.
40. Sachs, Die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. Arbeiten des botan. Instituts in Würzburg, Bd. II.
41. Schultze, Oscar, Ueber Axenbestimmung des Froschembryo. Biologisches Centralblatt, Bd. VII, 1887.
42. Derselbe, Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Verhandl. der physikal.-medic. Gesellschaft zu Würzburg, 1889, Bd. 23.
43. Weismann, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena 1892.
44. Wilson, On multiple and partial development in Amphioxus. Anatomischer Anzeiger, 1892.

45. Jordan, The development of the newt. Journal of Morphology, 1893.
46. Clapp, Cornelia, M., Some points in the development of the toadfish (Batrachus Tau). Journal of Morphology, 1891, Bd. V.
47. Wilson, Amphioxus and the mosaik theory. Journal of Morphol., 1893.
48. Whitman, The seal of formative and regenerative Energy. Journal of Morphology, 1888, Bd. 2.
49. Wilson, The cell-lineage of Nereis. A contribution to cytogeny of the annelid Body. Journal of Morphology, Bd. VI, 1892.
50. Watase, Studies on Cephalopods. Journ. of Morphol., Bd. 4, 1891.
51. Haacke, Gestaltung und Vererbung. Leipzig 1893.
52. van Beneden et Julin, La segmentation chez les Ascidiens et ses rapports avec l'organisation de la larve. Arch. de biol. T. V, 1884.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIX—XLIV.

Tafel XXXIX.

Fig. 1—3. Froscheier am 14./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet und um 11 Uhr zwischen horizontal gestellten parallelen Glasplatten comprimirt, beginnen sich um 1 Uhr zum ersten Mal und um 1 Uhr 45 M. zum zweiten Mal zu theilen.

Fig. 1. Um 2 Uhr 30 M. Beginn des dritten Theilungscyclus. Animale Hälfte des Eies gezeichnet.

Fig. 2. Dasselbe Ei um 2 Uhr 35 M. von der vegetativen Seite gezeichnet.

Fig. 3. Dasselbe Ei um 2 Uhr 55 M. von der vegetativen Seite gezeichnet.

Fig. 4 u. 5. Froschei am 13./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, zwischen horizontal gestellten Glasplatten comprimirt, beginnt um 2 Uhr 15 M. den dritten Theilungscyclus.

Fig. 4. Stadium der Achttheilung vom animalen Pol aus,

Fig. 5. dasselbe vom vegetativen Pol aus gezeichnet.

Fig. 6 u. 7. Froschei am 14./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, zwischen horizontalen Platten gepresst, theilt sich um 1 Uhr. Am 15./III. beginnt sich die Urmundrinne zu bilden, die zur ersten Theilebene etwas schräg verläuft (Fig. 6). Am 16./III. Nachmittags beginnt sich die Medullarplatte anzulegen, deren Axe die erste Theilebene spitzwinklig schneidet (Fig. 7).

Fig. 8 u. 9. Froschei am 16./III. um 9 Uhr 45 M. befruchtet, um 11 Uhr zwischen 2 horizontal gestellten Platten in Zwangslage gebracht, am 17./III. zeigt sich die erste Urmundbildung, deren Spalte im Ganzen parallel zur ersten Theilungsebene gestellt ist (Fig. 8).

Am 18./III. ist die Gastrulation so weit fortgeschritten, dass der Urmund nur noch ein kleines Loch darstellt (Fig. 9).

Fig. 10. Froschei zwischen 2 parallelen Platten comprimirt, die mit einer Neigung von 45° aufgestellt wurden. Erste Theilung von der unteren Seite aus gesehen.

Fig. 11 u. 12. Froschei am 14./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet und um 10 Uhr 45 M. in ein enges horizontal gestelltes Glasrohr eingesaugt beginnt um 1 Uhr die erste Theilung (Fig. 11) und um 2 Uhr die zweite Theilung (Fig. 12).

Fig. 13 u. 14. Froschei am 16./III. um 9 Uhr 45 M. befruchtet, wird um 11 Uhr in ein enges horizontal gestelltes Glasrohr eingesaugt, hat um 1 Uhr 15 M. die erste Theilung und um 2 Uhr 35 M. die zweite Theilung vollendet und beginnt um 3 Uhr 15 M. den dritten Theilungscyclus.

Fig. 13. Furchungsbild von der animalen Seite.

Fig. 14. desgleichen von der vegetativen Seite aus gezeichnet.

Fig. 15 u. 16. Froscheier am 13./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet und um 10 Uhr 30 M. in horizontal gestellte Glasröhrchen eingeführt. Erste Theilebene bildet sich 12 Uhr 30 M. senkrecht zur Axe des Röhrchens aus. Am 14./III. zeigt sich die erste Urmundbildung. Der Urmundspalt schneidet in Fig. 15 rechtwinklig die erste Theilebene, so dass er selbst durch dieselbe halbirt wird, in Fig. 16 bilden Urmundrinne und erste Theilebene einen spitzen Winkel mit einander.

Fig. 17 u. 18. Froschei wie in Fig. 11 u. 12 behandelt, zeigt am 15./III. den Beginn der Urmundbildung. Die Urmundrinne hat sich in diesem Fall parallel zur ersten Theilebene entwickelt (Fig. 17). Am 16./III. ist die Urmundrinne zu einem engen Blastoporus umgewandelt (Fig. 18).

Fig. 19. Froschei wie in Fig. 15 u. 16 behandelt, zeigt am 15./III. eine abnorme, auf Hemmung des Urmundschlusses beruhende Urmundbildung.

Fig. 20. Froschei in ein enges Glasröhrchen eingeführt, das vertical gestellt wird. Der vegetative Pol kommt nach der unteren Röhrchenöffnung zu liegen, wo sich dann auch der Urmund bildet.

Fig. 21. Froschei am 14./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet und um 11 Uhr zwischen 2 horizontalen Glasplatten gepresst, hat sich am 17./III. zu einem Embryo mit abgegliedertem Kopf entwickelt.

Fig. 22. Froschei in ein enges horizontal gestelltes Capillarrohr eingesaugt, hat sich zu einem Embryo mit Kopf entwickelt.

Fig. 23. Froschei am 20./III. um 10 Uhr befruchtet, um 11 Uhr in Zwangslage zwischen 2 vertical gestellte Platten gebracht, theilt sich um 1 Uhr 15 M. durch eine verticale Scheidewand, um 2 Uhr 15 M. zum zweiten Mal durch eine horizontale Ebene.

Fig. 24 u. 25. Froscheier wie in Fig. 23 behandelt, auf dem dritten Theilstadium conservirt.
Fig. 24. Kantenansicht des zur Scheibe abgeplatteten Eies.
Fig. 25. Flächenansicht desselben.
Fig. 26—28. Froscheier, wie in Fig. 23 behandelt.
Fig. 29 u. 30. Froschei, wie in Fig. 24 u. 25 behandelt, in 8 Zellen getheilt, von der Kante der Scheibe (Fig. 29), von der Fläche (Fig. 30) gesehen.
Fig. 31 u. 32. Froschei am 16./III. um 9 Uhr 45 M. befruchtet, um 11 Uhr zwischen 2 verticalen Platten zusammengepresst. Am 17./III. Beginn der Urmundbildung (Fig. 31), am 18./III. Urmundrinne zum Blastoporus umgebildet (Fig. 32).
Fig. 33 u. 34. Froschei am 20./III. um 10 Uhr befruchtet, um 11 Uhr zwischen 2 verticalen Platten zusammengepresst. Am 21./III. bildet sich die Urmundrinne (Fig. 33), am 22./III. hat sich die Rinne zum verhältnissmässig noch weit ausgedehnten Blastoporus geschlossen (Fig. 34).
Fig. 35. Froschei in eine vertical gestellte, enge Glasröhre eingesaugt, so dass sich der vegetative Pol nach der abwärts gekehrten Oeffnung des Röhrchens zu einstellt. Ei zeigt am dritten Tag einen abnorm weiten Blastoporus, an welchem der Urmundschluss gehemmt worden ist.
Fig. 36. Froschei, wie in Fig. 33 u. 34 behandelt, zeigt am 22./III. einen abnorm weiten Blastoporus, an welchem der Urmundschluss eine Hemmung erfahren hat.
Fig. 37 u. 38. Froschei in ein enges, vertical gestelltes Glasrohr eingesaugt.
Fig. 39. Froschei wie in Fig. 31 u. 32 behandelt, hat am 23./III. die Medullarwülste entwickelt.
Fig. 40. Dasselbe Froschei wie in Fig. 33 u. 34 hat am 23./III. die Medullarwülste gebildet.

Tafel XL.

Fig. 1. Schnitt durch die Mitte des auf Taf. XXXIX, Fig. 24 u. 25 abgebildeten Froscheies.
Fig. 2. Schnitt durch die Mitte des auf Taf. XXXIX, Fig. 29 u. 30 abgebildeten Froscheies.
Fig. 3—7. Durchschnitt durch Froscheier, die am 20./III. um 10 Uhr befruchtet und um 11 Uhr zwischen 2 vertical gestellten Glasplatten gepresst und zu verschiedenen Zeiten in Chromsäure gehärtet wurden.
Fig. 3. Durchschnitt durch ein zur Keimblase entwickeltes Froschei, das am 21./III. Morgens abgetödtet wurde.
Fig. 4. Durchschnitt durch ein etwas späteres Stadium eines Froscheies, das den Beginn der Einstülpung zeigt und am 21./III. Abends in Chromsäure gehärtet wurde.

Fig. 5. Querschnitt durch das Gastrulastadium eines Froscheies, das am 22./III. conservirt wurde.

Fig. 6 u. 7. Querschnitte durch Froscheier, die am 23./III. conservirt die Entwicklung der Medullarwülste zeigen.

Fig. 6. Querschnitt durch den Blastoporus.

Fig. 7. Querschnitt in einiger Entfernung vor dem Blastoporus durch Medullarplatte und Chorda.

Fig. 8. Querschnitt durch ein Froschei, das am 28./III. befruchtet, zwischen 2 vertical gestellten Glasplatten gepresst und am 31./III. conservirt wurde.

Fig. 9—13. Querschnitte durch Froscheier, die am 21./III. um 10 Uhr 30 M. befruchtet und von 11 Uhr 30 M. an zwischen 2 horizontal gelagerten Glasplatten gepresst wurden.

Fig. 9. Querschnitt durch ein Ei, das am 21./III. um 3 Uhr 45 M. in Chromsäure conservirt wurde.

Fig. 10. Querschnitt durch eine Keimblase, an welcher die Urmundeinstülpung eben begonnen hat, in einiger Entfernung von der Einstülpungsstelle. Ei am 22./III. conservirt.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium durch die Mitte der Urmundeinstülpung.

Fig. 12. Querschnitt durch dasselbe Stadium in der Gegend der Urmundeinstülpung.

Fig. 13. Querschnitt durch ein älteres Ei, an welchem die Medullarwülste gebildet sind, durch den spaltförmigen Urmund.

Fig. 14. Querschnitt durch ein Froschei, das am 18./III. befruchtet, zwischen horizontal gelagerten Platten gepresst und am 21./III. conservirt wurde. Bildung von Medullarplatte und Chorda.

Fig. 15. Sagittalschnitt durch dasselbe Stadium eines wie in Fig. 14 behandelten Froscheies.

Fig. 16. Querschnitt durch ein Froschei, das wie Fig. 9—13 behandelt wurde und sich im Beginn der Urmundbildung befindet. Querschnitt in geringer Entfernung von der Urmundrinne.

Fig. 17. Querschnitt aus derselben Schnittserie, welcher Fig. 13 entnommen ist, durch das Kopfende des Eies. Medullarplatte und Chorda entwickelt.

Fig. 18. Querschnitt durch das Kopfende eines Froscheies, das am 14./III. um 9 Uhr 30 M. befruchtet und um 11 Uhr zwischen horizontal gelagerten Platten comprimirt wurde. Nervenrohr gebildet.

Fig. 19. Schnitt durch ein Froschei, das derselben Versuchsreihe wie Fig. 9—13 u. 16—17 angehört und Kopf und Nervenrohr entwickelt hat. Schnittrichtung parallel der Scheibenfläche, frontal durch den Embryo.

Fig. 20—23. Sagittalschnitt durch Froscheier, die zwischen 2 vertical gestellten Platten gepresst wurden. Schnittrichtung parallel zur Oberfläche des scheibenförmigen Eies.

Fig. 20. Froschei am 16./III. um 9 Uhr 45 M. befruchtet, um 11 Uhr zwischen vertical gestellten Platten comprimirt, am 19./III. conservirt.

Fig. 21—23. Froscheier, die am 20./III. um 10 Uhr befruchtet und um 11 Uhr zwischen verticalen Platten in Zwangslage gebracht wurden.

Fig. 21. Am Beginn der Urmundeinstülpung am 21./III conservirt.

Fig. 22. Ei mit Medullarwulst am 23./III. Nachmittags conservirt.

Fig. 23. Ei nach beendeter Gastrulation am 22./III. conservirt.

Fig. 24 u. 25. Ei von Rana esculenta am 7./VI. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, um 10 Uhr 10 M. zwischen horizontal gelagerten Glasplatten zusammengepresst und so aufgestellt, dass die vegetative Hälfte des Eies nach oben gekehrt ist. Am 8./VI. um 3 Uhr beginnt an der nach oben gerichteten Seite die Urmundbildung in unregelmässiger Weise.

Fig. 24. Totalansicht des Eies von der vegetativen Seite.

Fig. 25. Durchschnitt durch das Ei in der Gegend der Urmundeinstülpung.

Tafel XLI.

Fig. 1—3. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das am 7./VI. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, um 11 Uhr zwischen horizontalen Glasplatten comprimirt und nach Beendigung der Viertheilung umgekehrt wurde, so dass die vegetative Fläche nach oben gewandt war. u = Urmund. l = umgeschlagene Urmundlippe.

Fig. 1. Schnitt durch den Urmund.

Fig. 2. Schnitt durch die Urmundnaht.

Fig. 3. Schnitt noch etwas weiter kopfwärts von der Urmundnaht.

Fig. 4. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das am 7./VI. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, um 10 Uhr 15 M. zwischen horizontalen Glasplatten comprimirt und nach Beendigung der Viertheilung um 1 Uhr umgekehrt wurde. Am 8./VI. Nachmittags bildete sich der Urmund aus, worauf das Ei conservirt wurde.

Fig. 5. Dasselbe Ei von der nach oben gekehrten, vegetativen Fläche aus gesehen.

Fig. 6. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das am 7./VI. um 9 Uhr 30 M. befruchtet, um 10 Uhr 15 M. zwischen horizontalen Glasplatten gepresst und sogleich umgekehrt wurde, so dass die vegetative Fläche nach oben gerichtet war. Ei am 9./VI. eingelegt.

Fig. 7. Dasselbe Ei von der nach oben gekehrten, vegetativen Fläche aus gesehen.

Fig. 8. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das in derselben Weise wie Fig. 1—3 behandelt wurde.

Fig. 9. Dasselbe Ei von der nach oben gekehrten, vegetativen Fläche aus gesehen.

Fig. 10. Ei von Rana esculenta von dem vegetativen Pol aus gesehen. Ei am 6./VI. befruchtet und zwischen horizontalen Glasplatten comprimirt, nach Beendigung der Zweitheilung mit dem vegetativen Pol nach oben gekehrt, am 8./VI. eingelegt. Das Ei hat sich etwas gedreht, so dass die Urmundeinstülpung nach der Kante gerückt ist.

Fig. 11 u. 12. Durchschnitte durch dasselbe Ei. Fig. 11 durch die Urmundnaht, Fig. 12 durch den Urmund.

Fig. 13, 14 u. 30. Durchschnitte durch ein Ei von Rana esculenta, das am 6./VI. befruchtet, zwischen horizontalen Glasplatten comprimirt, und nach Beendigung der Zweitheilung mit dem vegetativen Pol nach oben gekehrt wurde. ch = Chorda. ch^1 = Seitenast derselben.

Fig. 15. Durchschnitt durch ein Ei von Rana esculenta, das am 6./VI. zwischen horizontalen Platten comprimirt wurde und bei welchem nach Beendigung der Zweitheilung eine Zelle mit der warm gemachten Nadel angestochen wurde. Ei am 8./VI. abgetödtet.

Fig. 16, 17 u. 18. 2 verschiedene Entwicklungsstadien eines Tritoneies, das am 28./V. nach Beendigung der Zweitheilung der Theilungsebene entsprechend mit einem Cocconfaden eingeschnürt wurde.

Fig. 16. Blastulastadium am 29./V. zeigt eine Sanduhrform.

Fig. 17 u. 18. Die Medullarwülste haben sich am 30./V. auf dem grösseren Abschnitt des sanduhrförmigen Eies gebildet. 2 verschiedene Ansichten.

Fig. 19. Ansicht eines Eies von Rana esculenta vom vegetativen Pol aus. Das Ei entstammt demselben Versuch, wie Fig. 13, 14 und wurde wie dort angegeben behandelt. Urmundspalte.

Fig. 20 u. 21. Seriendurchschnitte durch dasselbe Ei.

Fig. 22. Ansicht eines Eies von Rana esculenta vom vegetativen Pol aus. Das Ei entstammt demselben Versuch, wie Fig. 6 u. 7 und wurde wie dort angegeben behandelt.

Fig. 23 u. 24. Seriendurchschnitte durch dasselbe Ei, Fig. 23 durch den noch weit offenen Blastoporus. Fig. 24 etwas vor demselben durch die Urmundnaht.

Fig. 25. Ansicht eines Eies von Rana esculenta vom vegetativen Pol aus. Das Ei entstammt demselben Versuch wie Fig. 1—3 u. 8—9 und wurde wie dort angegeben behandelt.

Fig. 26. Durchschnitt durch dasselbe Ei in der Gegend des spaltförmigen Urmunds.

Fig. 27. Querschnitt durch ein Ei von Rana fusca, das am 21./III. um 10 Uhr 30 M. befruchtet, um 11 Uhr 30 M. zwischen 2 horizontalen Platten gepresst, um 4 Uhr mit der vegetativen Fläche nach oben gekehrt und am 24./III. eingelegt wurde.

Fig. 28 u. 29. Seriendurchschnitte durch ein Ei von Rana esculenta mit doppelter Einstülpung. Das Ei entstammt demselben Versuch wie Fig. 4 u. 5 und wurde wie dort angegeben behandelt.

Fig. 30. Siehe die Erklärung von Fig. 13—14.

Fig. 31 u. 32. Ansicht von 2 entgegengesetzten Seiten eines Tritoneies, das am 28./V. auf dem Stadium der Zweitheilung eingeschnürt wurde in der bei Fig. 16—18 angegebenen Weise. Am 30./V. haben sich die Medullarwülste allein auf einer Hälfte des eingeschnürten Eies gebildet.

Fig. 33. Ei von Triton Cristatus, das am 3./VI. nach Beendigung der Zweitheilung der Theilungsebene entsprechend mit einem Cocconfaden eingeschnürt wurde; auf dem Stadium der Achttheilung.

Fig. 34 u. 35. Ventrale und dorsale Ansicht eines Tritoneies, das am 2./VI. nach Beendigung der Zweitheilung der Theilungsebene entsprechend mit einem Cocconfaden nur wenig eingeschnürt und am 5./VI. abgetödtet wurde.

Fig. 36. Das in Fig. 31 u. 32 auf einem späteren Stadium abgebildete Tritonei, im Stadium der Viertheilung.

Tafel XLII.

In den Figuren 1—16 wurde am Ende der Zweitheilung eine der beiden Theilhälften mit der erwärmten Nadel angestochen. Der zerstörte Dotter hat in allen Figuren einen braunröthlichen Ton erhalten. K = Keimblasenhöhle. a = Aetzstelle.

Fig. 1 u. 2. Zwei Durchschnitte durch das Keimblasenstadium eines Froscheies (α), das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 3 u. 4. Durchschnitte durch das Keimblasenstadium zweier Froscheier (X u. XI), die am 7./IV. befruchtet und am 8./IV. abgetödtet wurden.

Fig. 5. Durchschnitt durch ein Ei (b), das am 30./III. befruchtet und am 1./IV. abgetödtet wurde; zeigt den Beginn einer Einstülpung.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch ein den Beginn der Einstülpung zeigendes Ei (n), das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetödtet wurde. Flächenansicht desselben auf Taf. XLIV, Fig. 9.

Fig. 7 u. 8. Querschnitt durch ein mit Rückenmark und Chorda ausgestattetes Ei (β), das am 7./IV. befruchtet und am 11./IV. abgetödtet wurde. Fig. 7. Kopfende. Fig. 8. Mitte des Rumpfes.

Fig. 9. Querschnitt durch ein auf dem Gastrulastadium befindliches Ei (c), das am 6./IV. befruchtet und am 8./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 10. Desgleichen durch Ei (p), das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die Gastrula eines Eies (D^1), das am 31./III. befruchtet und am 3./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 12. Sagittalschnitt durch die Gastrula eines Eies (r), das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch ein den Beginn der Einstülpung zeigendes Ei (C^1), das am 31./III. befruchtet und am 2./IV. abgetödtet wurde. Flächenansicht desselben auf Taf. XLIV, Fig. 11.

Fig. 14. Sagittalschnitt durch die Gastrula eines Eies (a), das am 30./III. befruchtet und am 1./IV. abgetödtet wurde. Flächenansicht desselben auf Taf. XLIV, Fig. 10.

Fig. 15 u. 16. Zwei von der Medianebene schräg abgewichene Schnitte durch die Gastrula eines Eies, das am 6./IV. befruchtet und am 8./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch die Gastrula eines Eies, von welchem eine Theilhälfte durch den elektrischen Strom zerstört wurde.

Fig. 18, 19 u. 20. 3 Querschnitte durch verschiedene Regionen eines mit Medullarplatte und Chorda versehenen Eies, dessen eine Theilhälfte mit der erwärmten Nadel angestochen wurde. Flächenansicht des Eies auf Taf. XLIV, Fig. 7 u. 8.

Fig. 21, 22 u. 25. 3 Querschnitte durch ein mit Medullarplatte und Chorda versehenes Ei, dessen eine Theilhälfte durch den elektrischen Strom zerstört wurde. Flächenansicht des Eies auf Taf. XLIV, Fig. 1 u. 2.

Fig. 23. Querschnitt durch das Hirnende eines zwischen 2 parallelen, horizontal gelagerten Objectträgern gepressten Eies, dessen eine Theilhälfte angestochen wurde.

Fig. 24. Stärker vergrösserter Querschnitt durch das Ende der Gastrularinne des auf Taf. XLIV, Fig. 11 abgebildeten Eies, von welchem auch der Sagittalschnitt Taf. XLII, Fig. 13 herrührt.

Fig. 25. Siehe die Erklärung Fig. 21.

Tafel XLIII.

Bei den Eiern wurde eine der beiden ersten Furchungszellen angestochen. Der zerstörte Dotter hat in allen Figuren einen braunröthlichen Ton erhalten.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Ei (x), das am 30./III. befruchtet und am 2./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 2, 8 u. 9. 3 Querschnitte durch das hintere Ende eines mit Medullarplatte und Chorda versehenen Eies (D^3), das am 31./III. befruchtet und am 3./IV. abgetödtet wurde. Oberflächenbild desselben auf Taf. XLIV, Fig. 12.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Ei (O), mit Spina bifida, das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. eingelegt wurde. Flächenansicht desselben Tafel XLIV, Fig. 13.

Fig. 4. Querschnitt durch ein Ei (P) mit Spina bifida, das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. abgetödtet wurde.

Fig. 5. Querschnitt durch ein Ei (N) mit Spina bifida, das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. abgetödtet wurde. Flächenansicht desselben Taf. XLIV, Fig. 14.

Fig. 6 u. 7. Sagittalschnitt durch 2 Eier (8^7 u. 8^4), die zwischen parallelen, horizontal gelagerten Objectträgern gepresst wurden. Nach der Zweitheilung wurde eine Hälfte mit der Nadel angestochen.

Fig. 8 u. 9. Siehe Erklärung von Fig. 2.

Tafel XLIV.

Der zerstörte Dotter hat in allen Figuren einen braunröthlichen Ton erhalten. u = Urmundrinne. a = Aetzstelle. r = Künstlicher Riss.

Fig. 1 u. 2. Flächenansicht eines Eies (E^1) von Rana esculenta, bei welchem eine Theilhälfte durch den galvanischen Strom zerstört wurde. Fig. 1 Ansicht von der zerstörten Hälfte aus. Fig. 2 Ansicht von der Seite. Siehe Taf. XLII, Fig. 21, 22, 25.

Fig. 3. Ansicht eines zwischen horizontalen, parallelen Platten gepressten Eies (8^4), bei welchem eine Theilhälfte angestochen wurde. (Siehe Durchschnitt Taf. XLIII, Fig. 7.)

Fig. 4. Ei (B^2), bei welchem eine Theilhälfte angestochen wurde.

Fig. 5. Rückenansicht eines Eies (E^{III}), dessen eine Theilhälfte durch den galvanischen Strom zerstört wurde. (Siehe Taf. XLII, Fig. 17).

Fig. 6. Rückenansicht eines zweiten, ebenso behandelten Eies (E^{IV}).

Fig. 7 u. 8. Dorsale und ventrale Ansicht eines Eies (B^1), dessen eine Theilhälfte mit einer erwärmten Nadel zerstört wurde. (Siehe Taf. XLII, Fig. 18—20.)

Fig. 9—14. Ansichten von Eiern von Rana fusca, bei welchen eine Theilhälfte mit der warmen Nadel angestochen wurde.

Fig. 9. Gastrulastadium eines Eies (n), das am 7./IV. befruchtet und am 9./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLII, Fig. 6.)

Fig. 10. Gastrulastadium eines Eies (a), das am 30./III. befruchtet und am 1./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLII, Fig. 14.)

Fig. 11. Gastrulastadium eines Eies (c^1), das am 31./III. befruchtet und am 2./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLII, Fig. 13 u. 24.)

Fig. 12. Dorsalansicht eines Eies mit Medullarplatte (D^3), das am 31./III. befruchtet und am 3./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLIII, Fig. 2, 8 u. 9.)

Fig. 13. Ei mit Spina bifida (O), das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLIII, Fig. 3.)

Fig. 14. Ei mit Spina bifida (N), das am 4./IV. befruchtet und am 7./IV. abgetödtet wurde. (Siehe Taf. XLIII, Fig. 5.)

Fig. 15. Schema, wie sich bei Zerstörung der rechten Hälfte des Eies der Urmund nach der Ansicht von Roux bilden müsste.

Fig. 16. Schema, wie unter diesen Verhältnissen der Urmund nach meiner Ansicht entsteht.

Fig. 17. Schema, wie bei der Zerstörung der vorderen zwei Viertel des Eies der Urmund sich nach der Ansicht von Roux bilden müsste.

Fig. 18 u. 25. Schemata um zu zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprocesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen benannten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. A normal entwickelte Eier, B zwischen horizontalen Platten gepresste Eier, C zwischen verticalen Platten gepresste Eier.

Fig. 18. Normale Viertheilung.

Fig. 19. Viertheilung bei Pressung zwischen vertical gestellten Glasplatten.

Fig. 20. Normale Achttheilung.

Fig. 21. Achttheilung eines zwischen parallelen, horizontal gestellten Glasplatten gepressten Eies.

Fig. 22. Achttheilung des wie in Fig. 19 behandelten Eies.

Fig. 23. Normale Sechszehntheilung.

Fig. 24. Sechszehntheilung des wie in Fig, 21 behandelten Eies.

Fig. 25. Sechszehntheilung des wie in Fig. 19 u. 22 behandelten Eies.

Inhalt.

Seite

Einleitung. Methode 662

I. Abschnitt.

Abänderung der Richtung der Furchungsebenen durch Veränderung der kugligen Form des Eies 666

1. Compression des befruchteten Froscheies zwischen 2 parallelen Objectträgern 666

a) bei horizontaler Stellung der Objectträger 669

b) bei verticaler Stellung der Objectträger 672

c) bei Aufstellung unter einem Winkel von 45° 674

2. Veränderung der Form des Eies durch Einführen in ein enges Glasrohr 676

a) bei horizontaler Aufstellung 677

b) bei verticaler Aufstellung 677

3. Erklärung des abnormen Verlaufes der Furchung 678

II. Abschnitt.

Die Organbildung bei Eiern, die in ihrer Form durch Druck und andere Momente umgeändert sind 686

1. Die Organbildung bei Eiern, die zwischen parallelen Objectträgern gepresst sind 688

Seite

a) bei horizontaler Stellung der Objectträger 688
b) bei verticaler Stellung der Objectträger 697
c) bei schräger Stellung der Objectträger 702

2. Die Organbildung bei Eiern, die in enge Glasröhrchen eingeführt sind 703
a) bei horizontaler Stellung 703
b) bei verticaler Stellung 704

3. Die Organbildung bei Eiern, die zwischen horizontal gelagerten Glasplatten gepresst und dann umgekehrt wurden, so dass die dotterreichere und daher schwerere Hälfte des Eies der Schwere entgegen nach oben gelagert war 704

4. Die Organbildung bei Tritoneiern, die nach Ablauf der Zweitheilung in der Richtung der ersten Theilebene mit einem Seidenfaden eingeschnürt wurden, so dass sie Sanduhrform annahmen 714

5. Beurtheilung der Befunde und Kritik der von Roux aufgestellten Evolutionshypothese 716

III. Abschnitt.

Entwicklung von Eiern, bei denen eine der beiden ersten Furchungszellen zerstört wurde 739

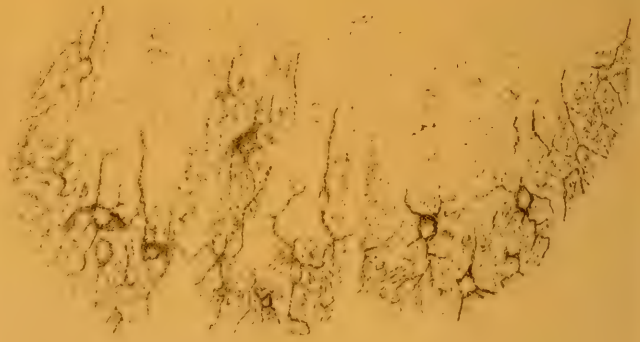
1. a) Das Keimblasenstadium 741
b) Das Gastrulastadium 743
c) Spätere Embryonalstadien 753
1) von Eiern, bei denen eine Furchungszelle durch die erwärmte Nadel zerstört wurde 753
2) von Eiern, bei denen eine Furchungszelle durch den galvanischen Strom zerstört wurde 757

2. Beurtheilung der von Roux bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen gewonnenen, entgegengesetzten Resultate 770
1) Die Postgeneration nach Roux und Einwände gegen dieselbe 771
2) Die Selbstregulirung des durch äussere Eingriffe gestörten Entwicklungsprocesses 784

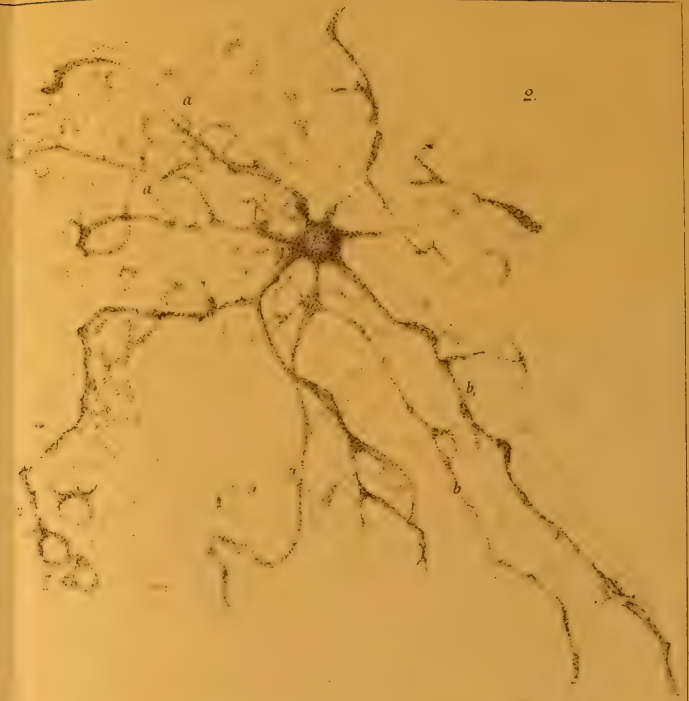
Zusammenfassung der allgemeinen Ergebnisse 788
Literatur 794
Tafel-Erklärung 797

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

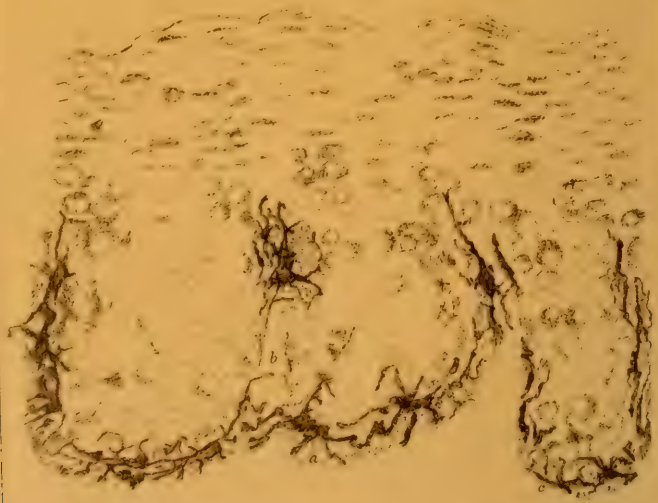
1.



2.



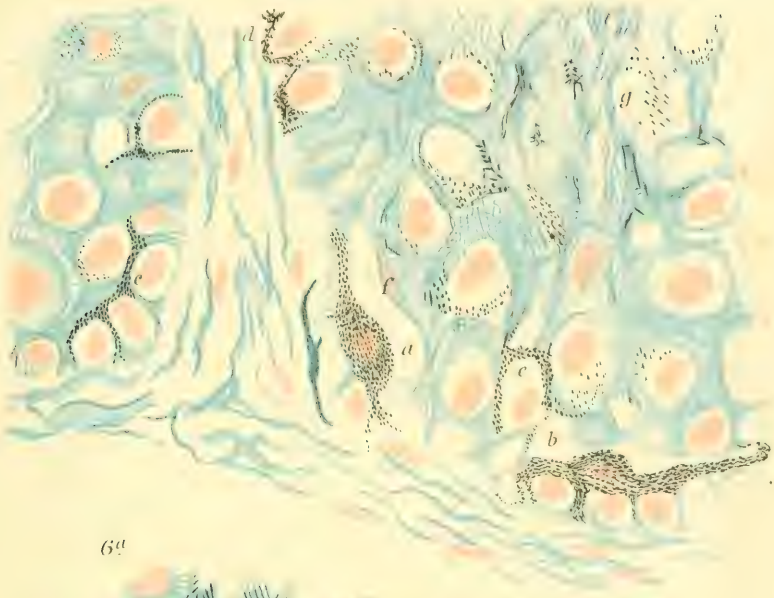
3.



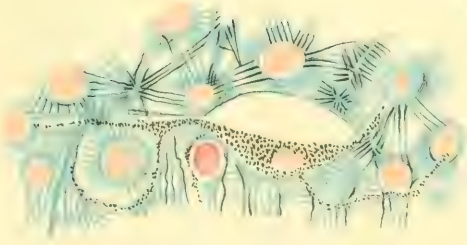
4.

2a

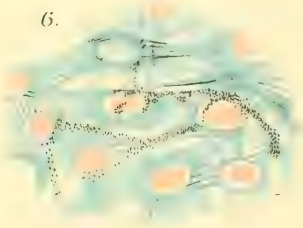
5.



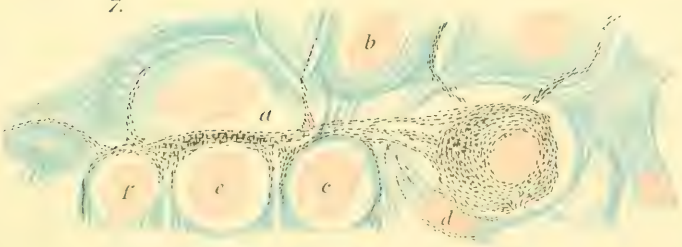
6a



6.



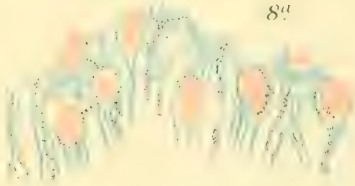
7.



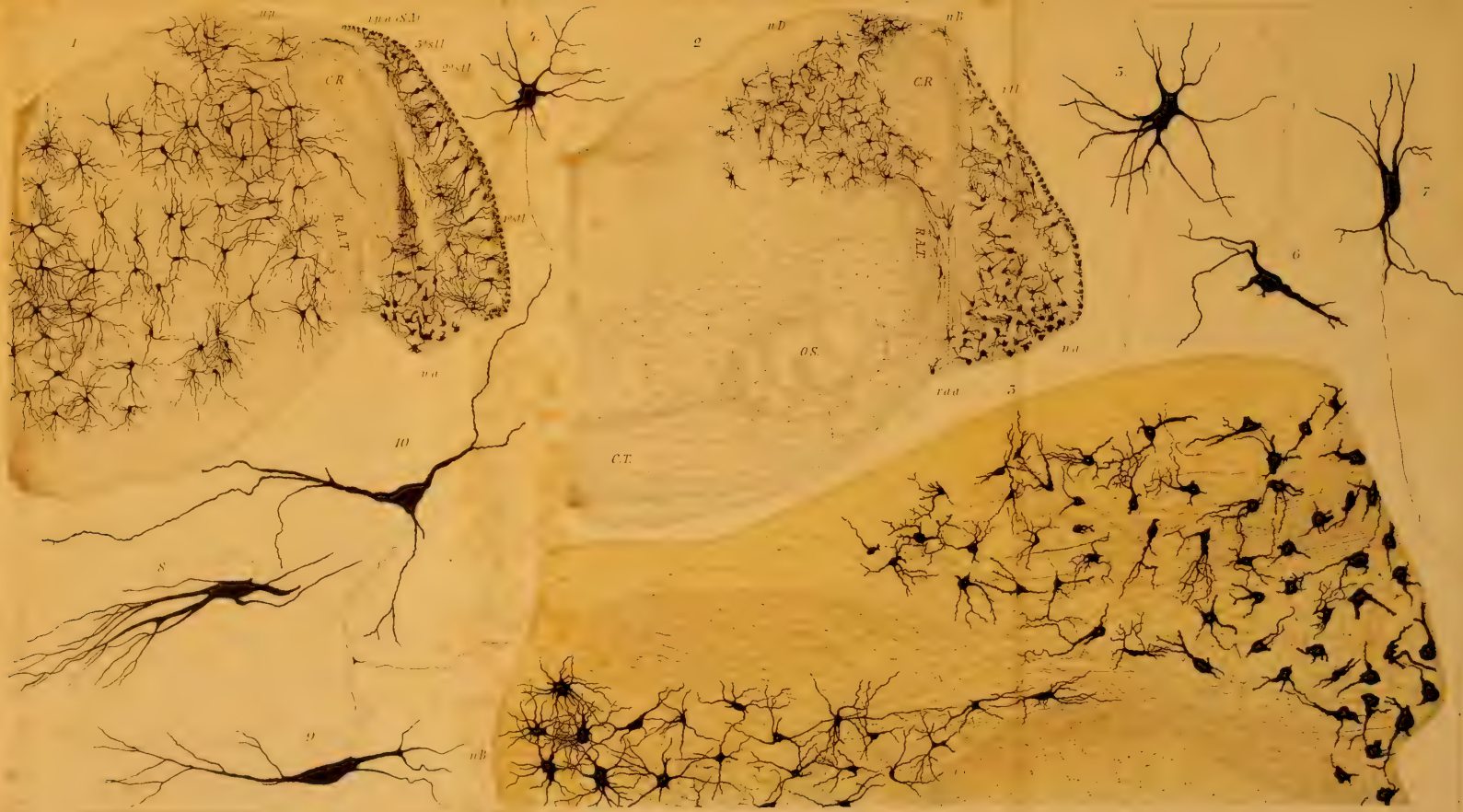
9.

8.

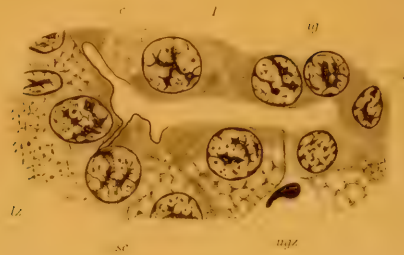
8a

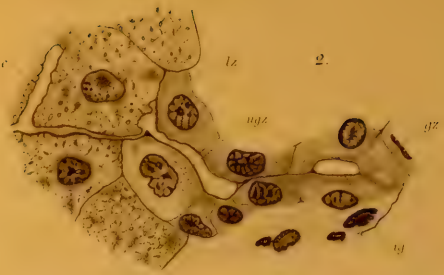


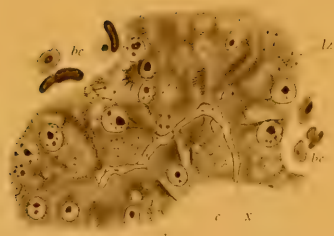
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
C.R
R.A.T
O.S.
C.T.
n.D
n.B
n.a
r.a.a

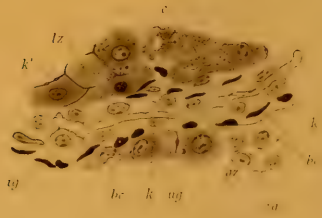
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
SA
TL
CR

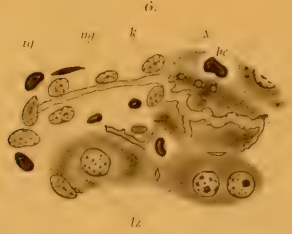

1
c
ug
gz
lz
sc
ugz

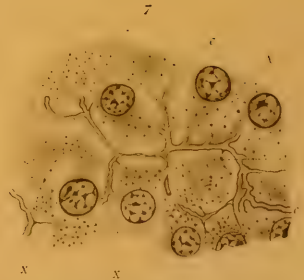

2.
c
lz
ugz
gz
ug


4.
bc
lz
bc
c
x
lz

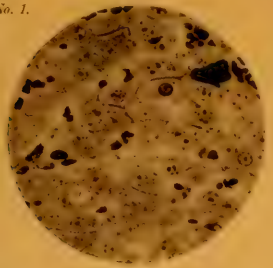
3
lz
gz
c
ug


5.
c
lz
k'
gz
k
ug
bc
k
ug

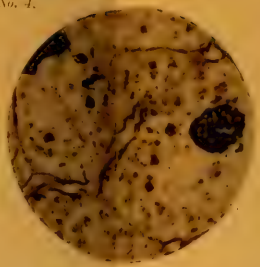

6.
ug
ug
k
x
bc
c
lz


7
c
x
x
x

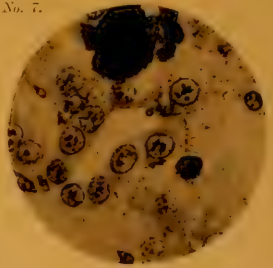
No. 1.



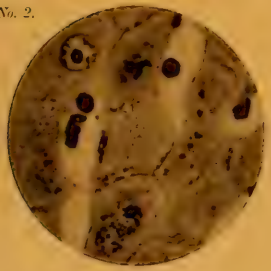
No. 4.



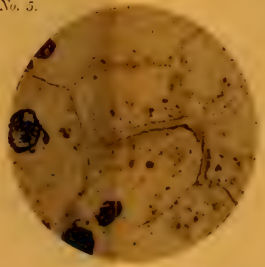
No. 7.



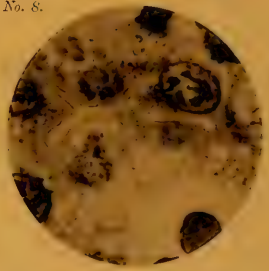
No. 2.



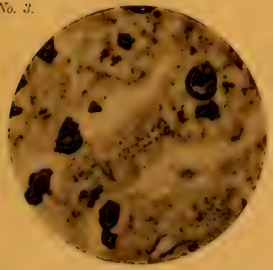
No. 5.



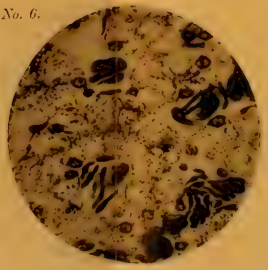
No. 8.



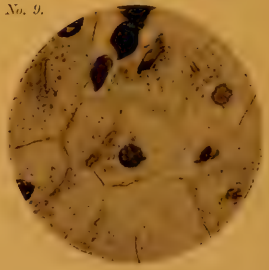
No. 3.



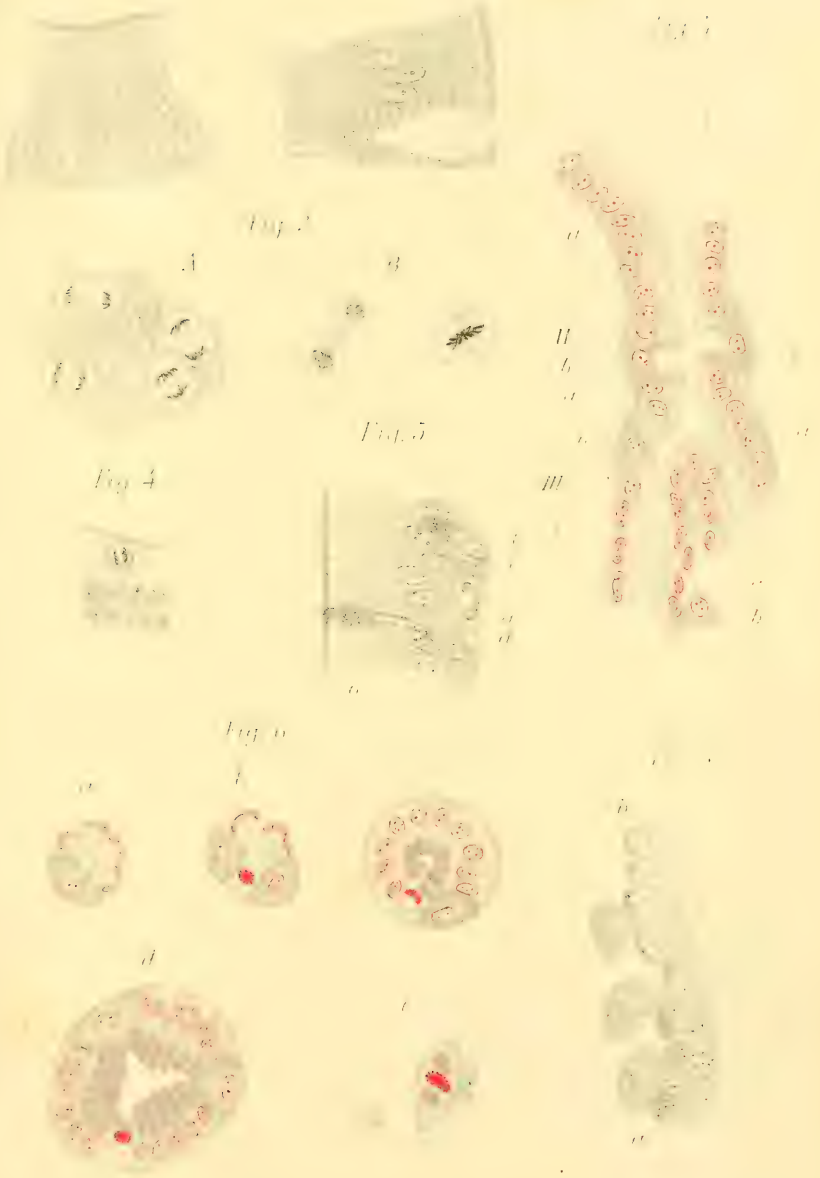
No. 6.



No. 9.



Lichtdruck von Georg Büxenstein & Comp., Berlin.



G. Bizzozero del.

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

Fig. 6

Fig. 7

Fig. 8

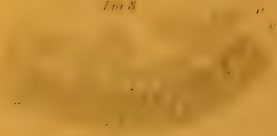


Fig. 9 a

Fig. 9 b

Fig. 10

Fig. 11

Fig. 1

Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

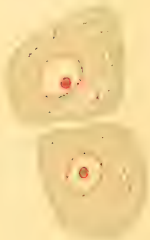
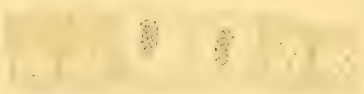


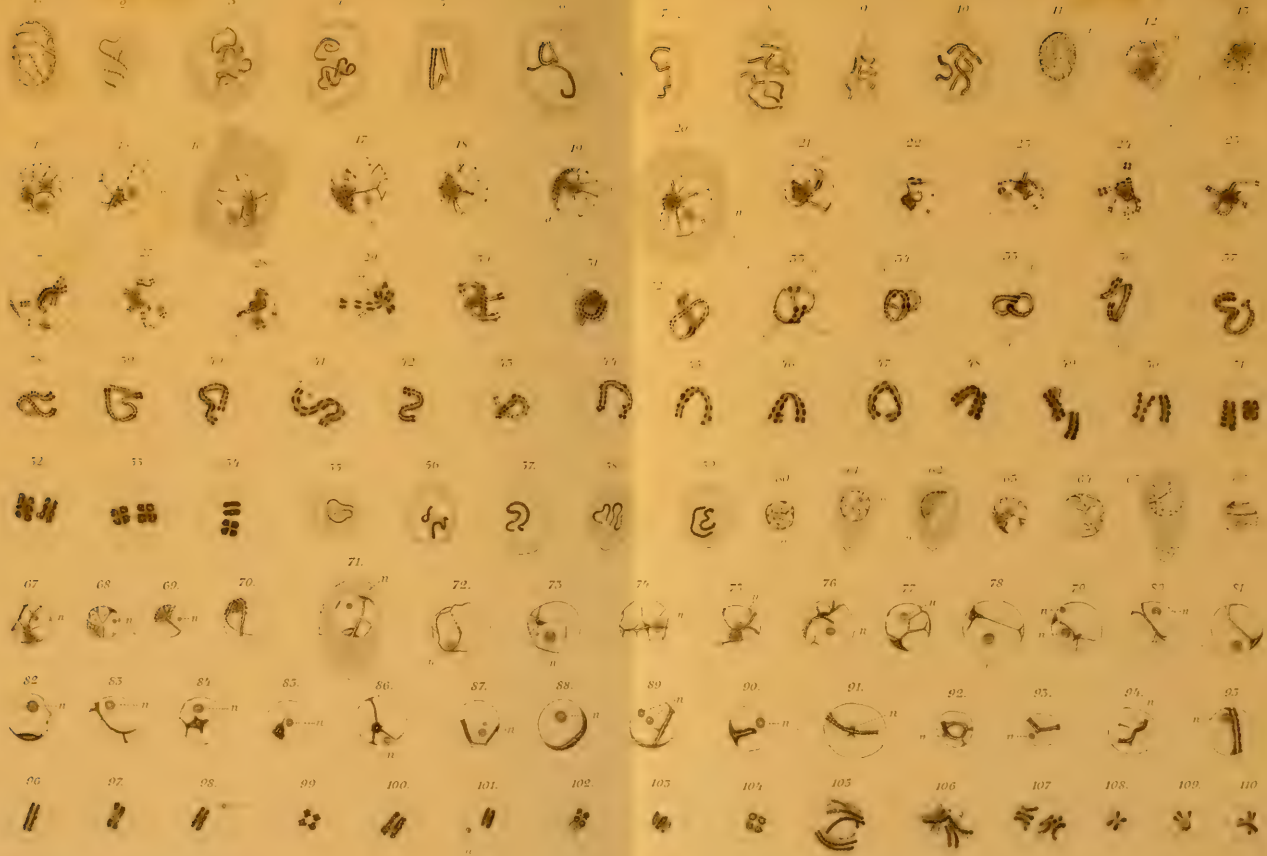
Fig. 5

Fig. 6

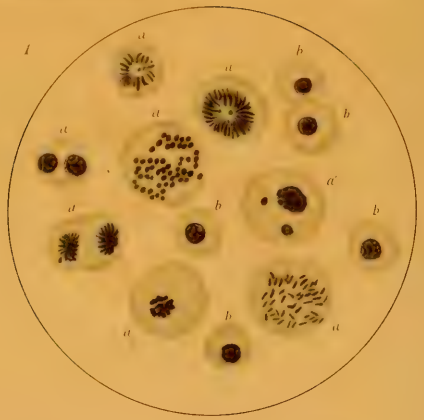
Fig. 7 a

Fig. 7 b

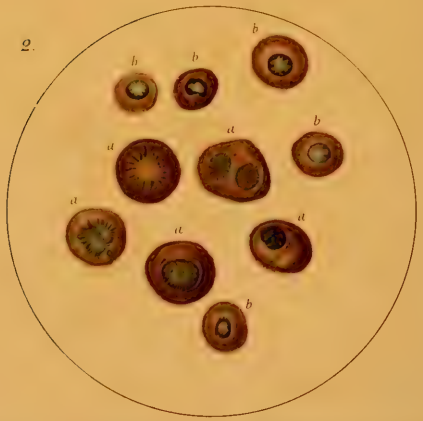




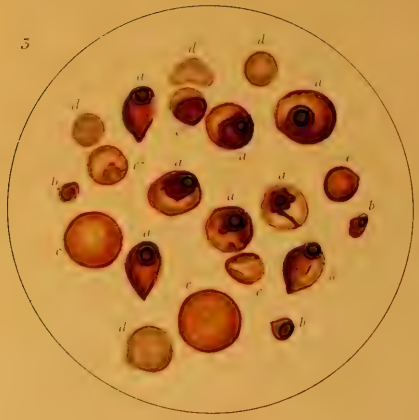
1



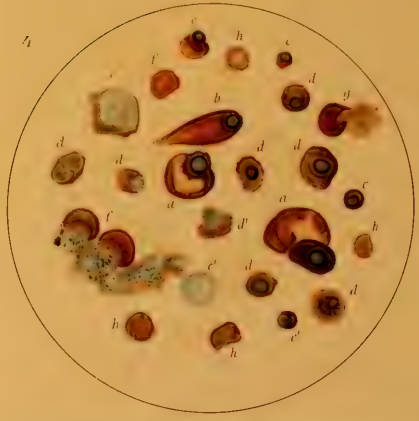
2.



3

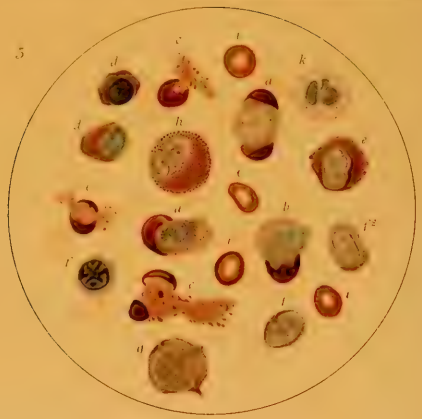


4

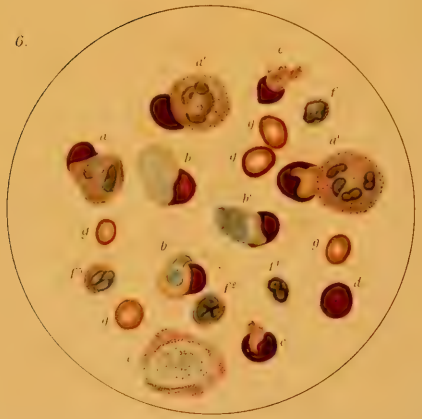


Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt M.

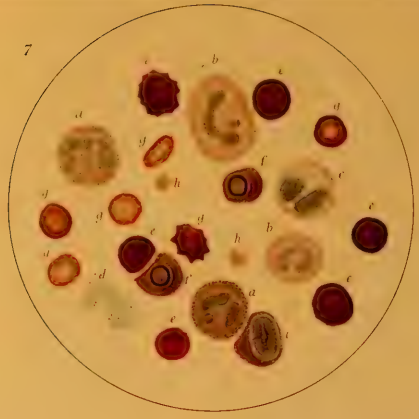
5.



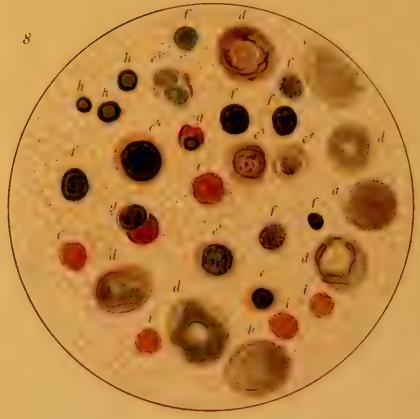
6.

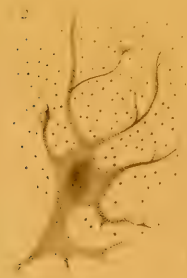


7



8

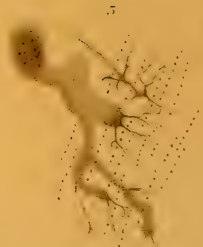


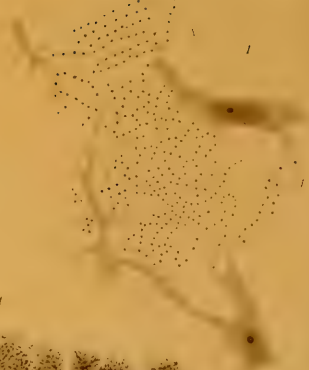

2

4
p

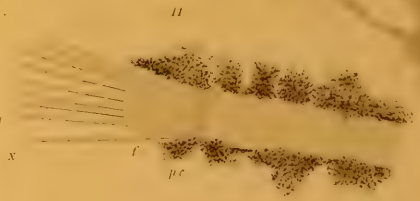
o
g
a

c
r

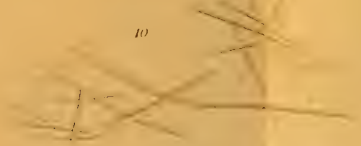

3


1
l

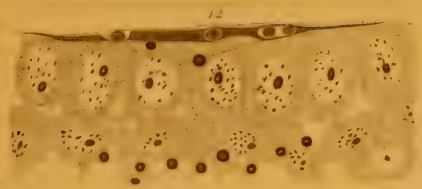
7

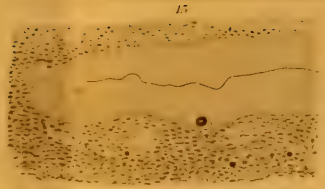

11
h
x
r
pc

9

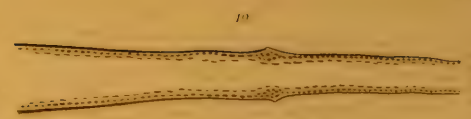

10

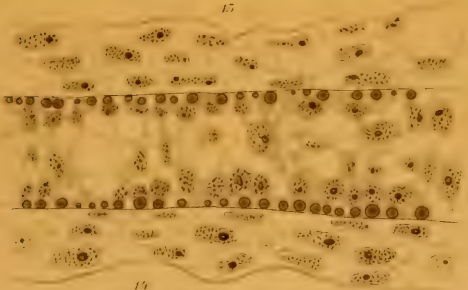
o
m

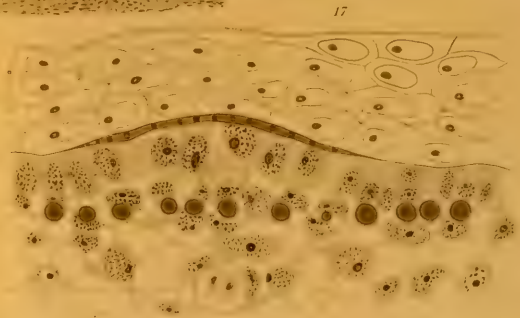

12

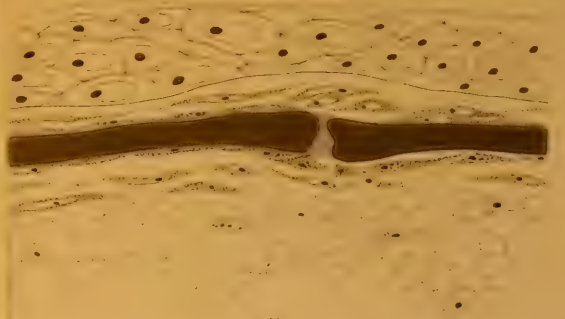

15

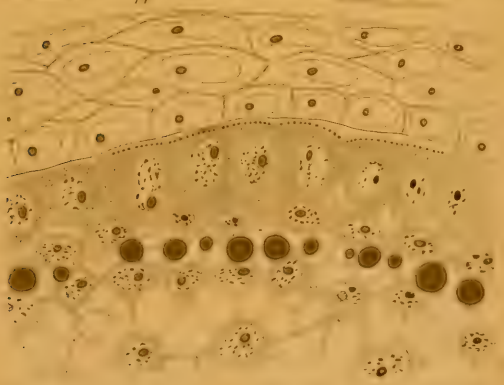
16

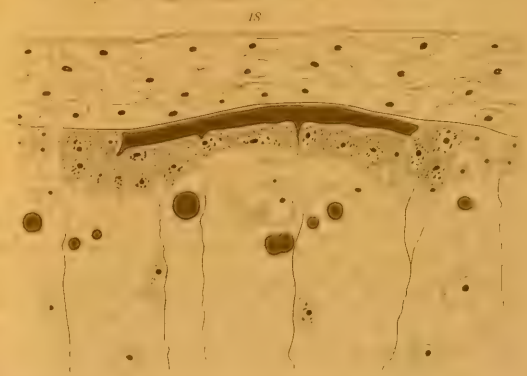

19

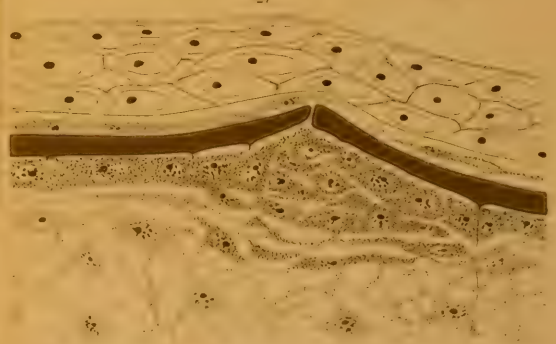

17


17

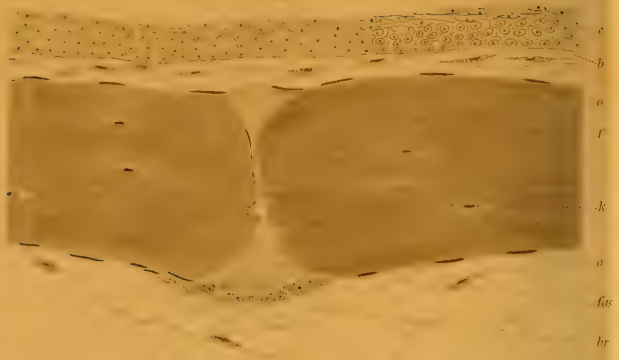

20


18

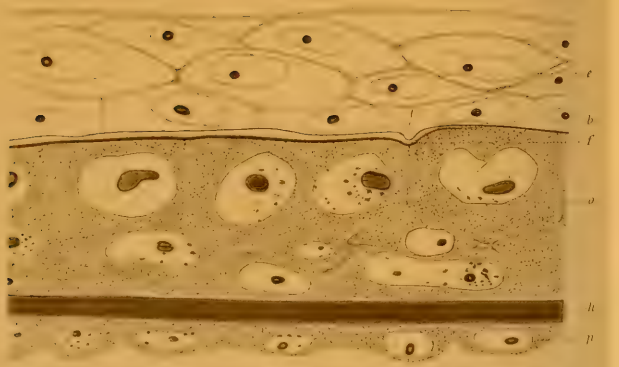

18


21

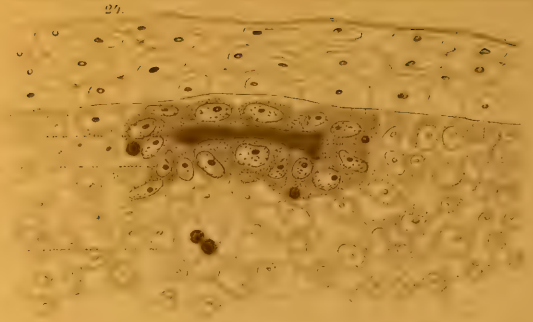
22.



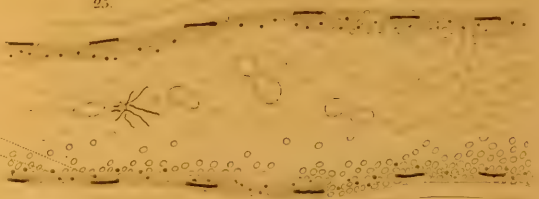
23.



24.

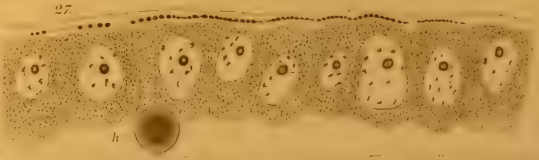


25.



26.

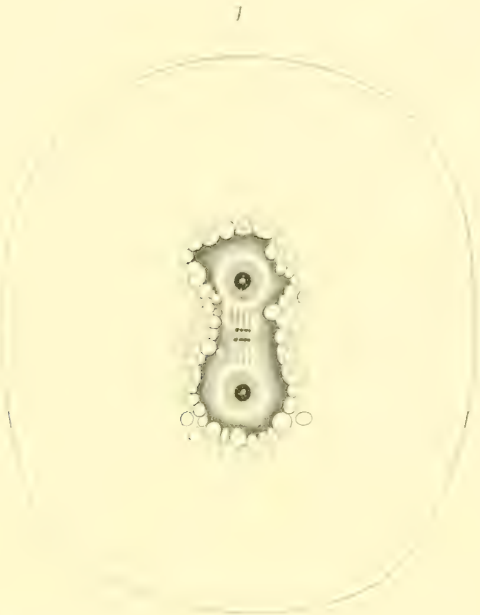
27.

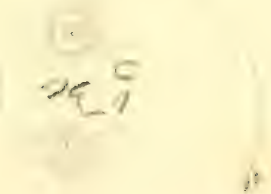


1
2
3
4
5
6
9h
10h
11h
12h
1h
2h
3h
4h
5h

7
9h
10h
11h vom
12h
1h
2h
3h
8
9

10
11
12
13
14
15
16
a
b
I
II
III
nb
INz
IINz
ds
dk
evk
ev
bv
chr
km





1
k
3.
l
k
2
6
5
4
7
9
8
10

11
12
13
14
16.
15
k
k
17
18
b
a

1.

2.

3.

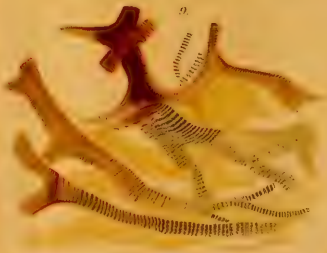
4.

5.

6.

7.

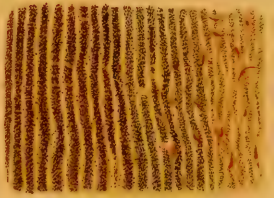
8.

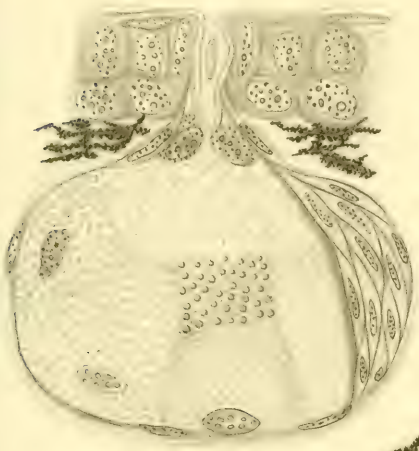

9.

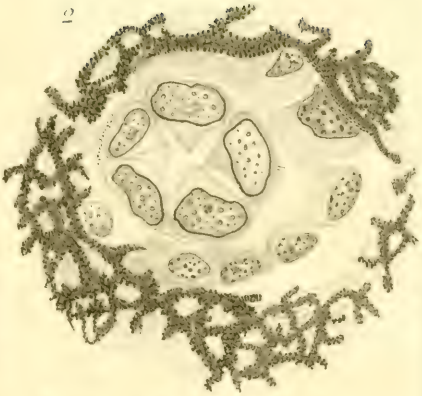
10.

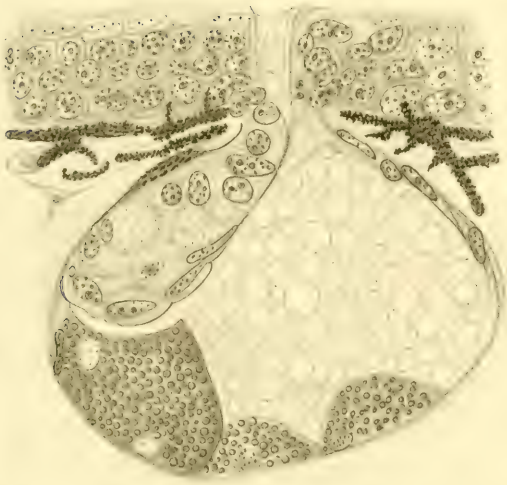
11.

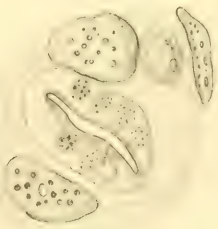
12.


13.



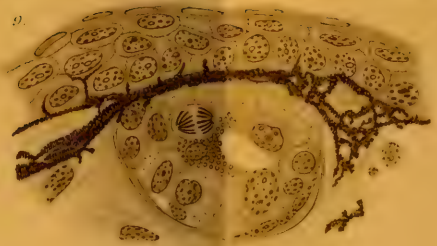




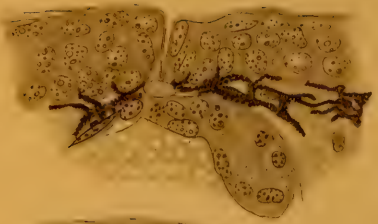


7.

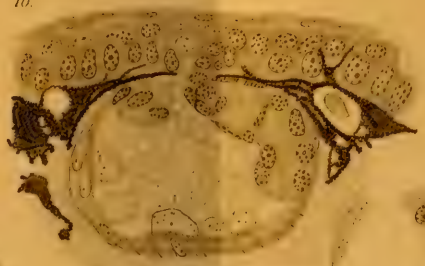
9.



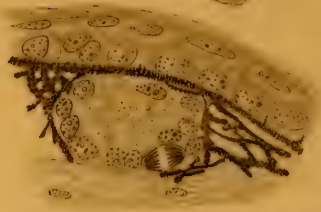
12.



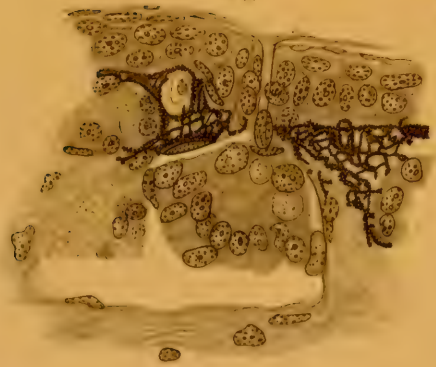
10.



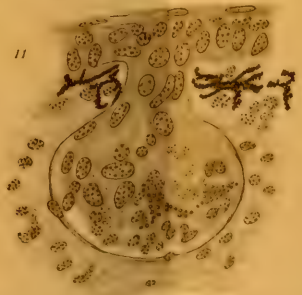
13.



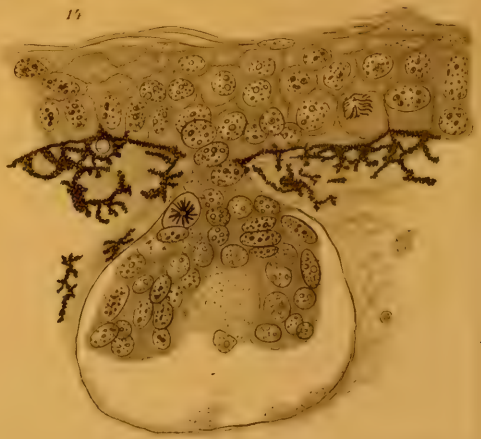
8.

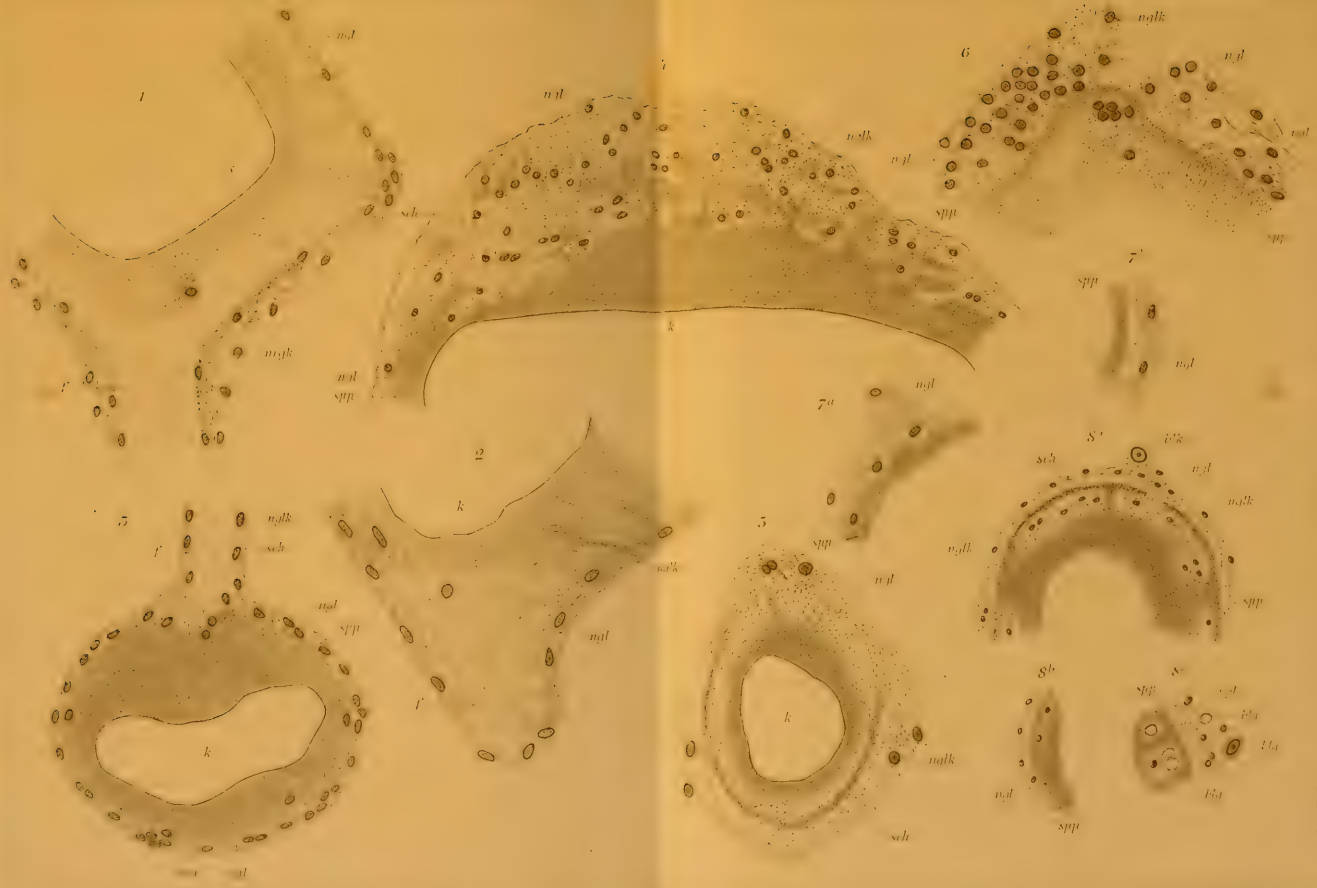


11.

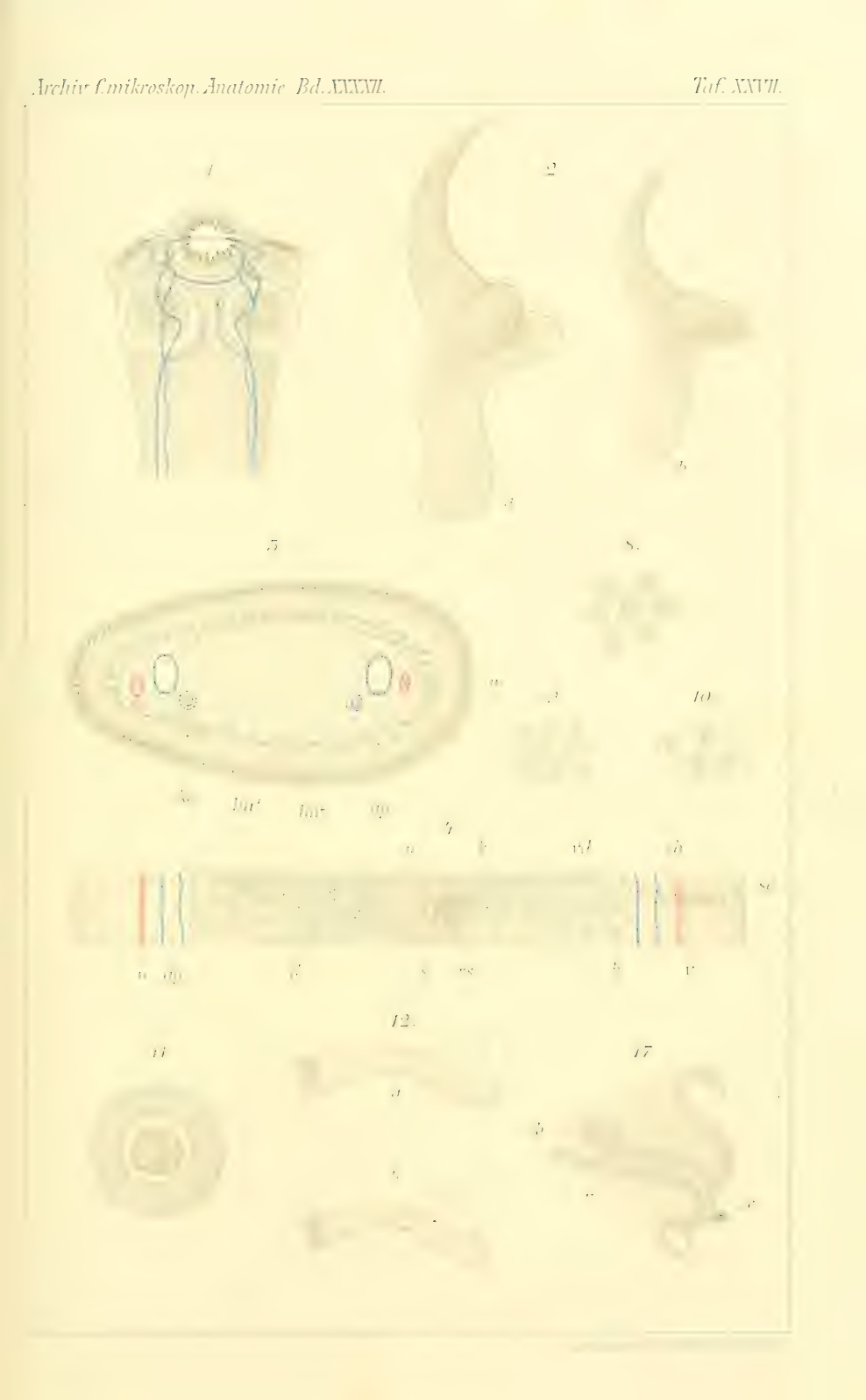


14.

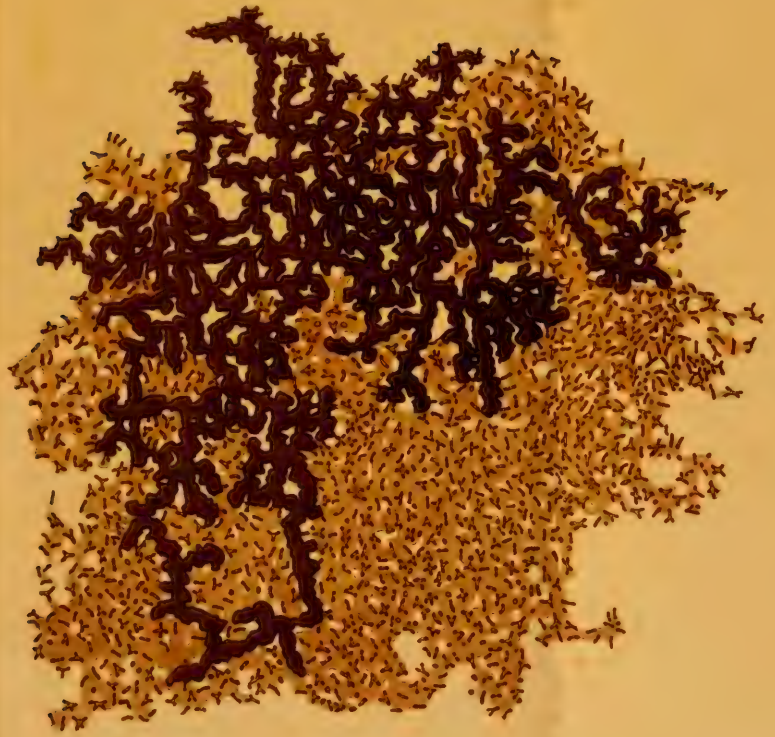




Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.



2.



1.

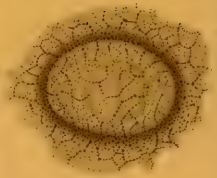
3.

Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a. M.

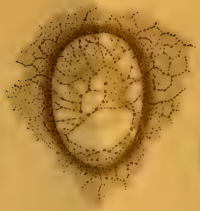
4.
5.
7.
9.
11.
10.
8.
12.
6.

15.

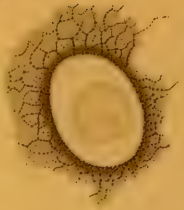
18.



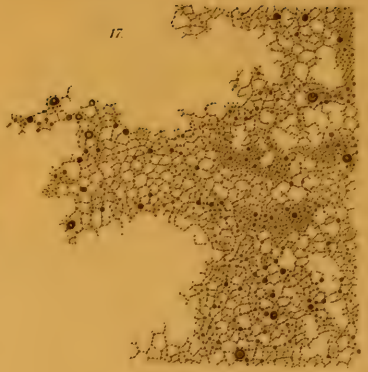
19.



20.

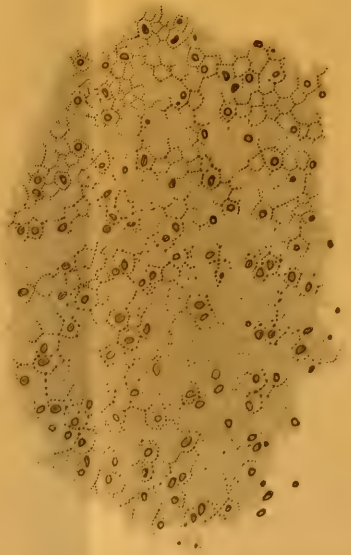


17.

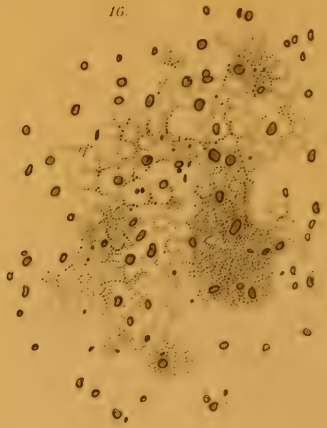


14.

13.



16.



1

Z.H.
Car.cer.
M.K.
L.K.
V
L.K.

3.

Z.H.
V
V
M.K.
L.K.
Car.cer.

2.

L.K.
hinten
M.K.
L.K.
W
W
vorn

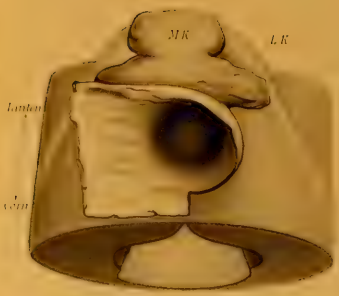
4

hinten
M.K.
L.K.
vorn

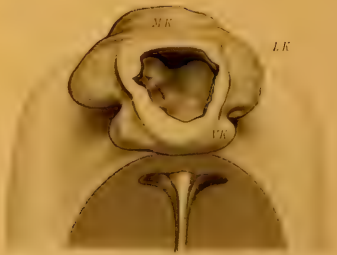
5.

Z.H.
M.K.
L.K.

6.


M.K.
L.K.
hinten
vorn

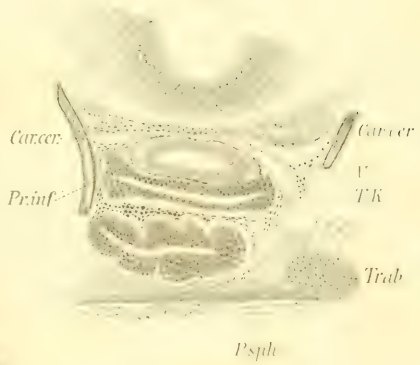
7


M.K.
L.K.
V.K.

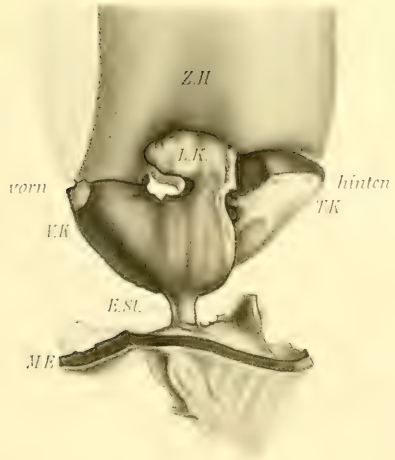
9.

VK
ME
E.St

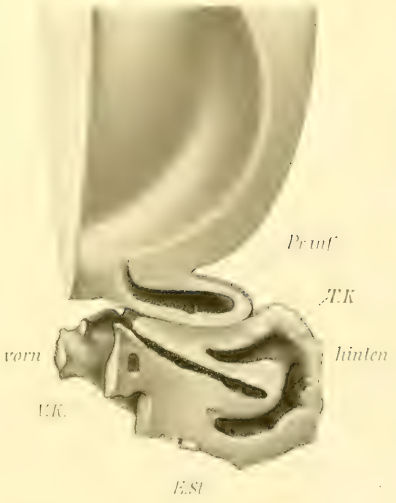
11.

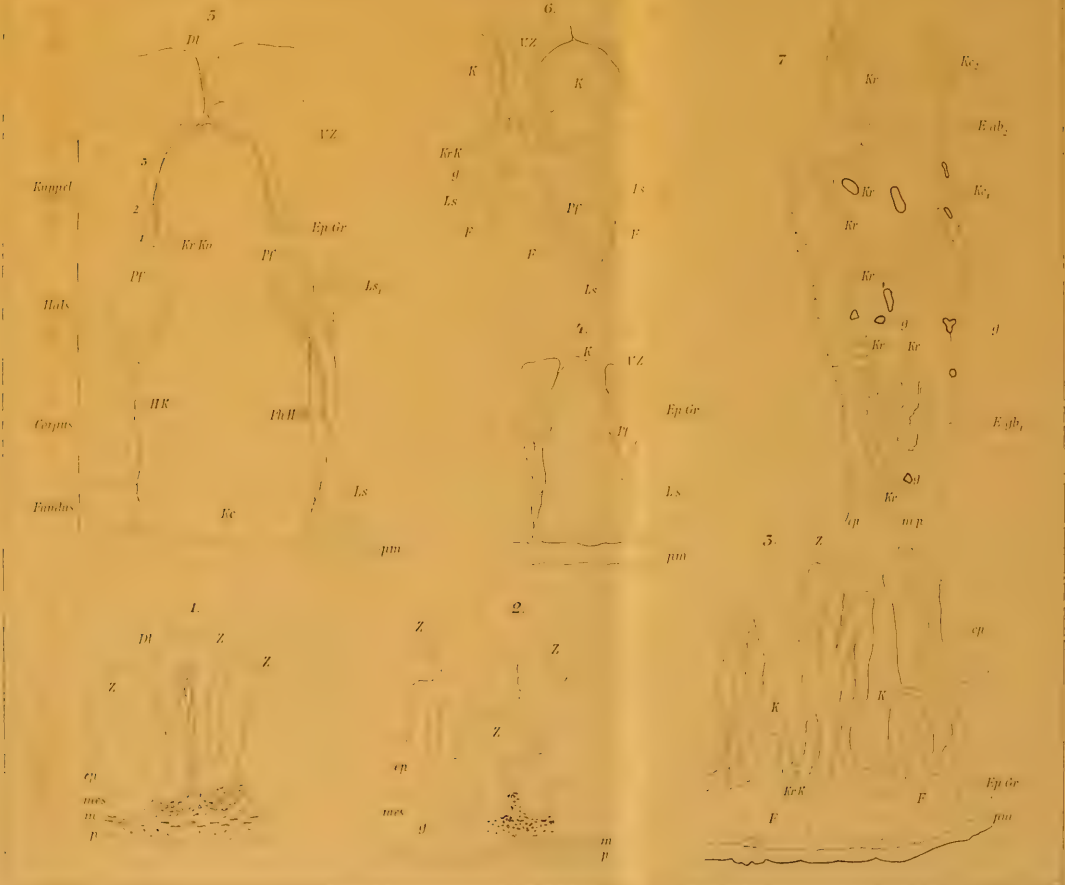

Carcer
TK
Prinf
Carcer
V
TK
Trab
Psph

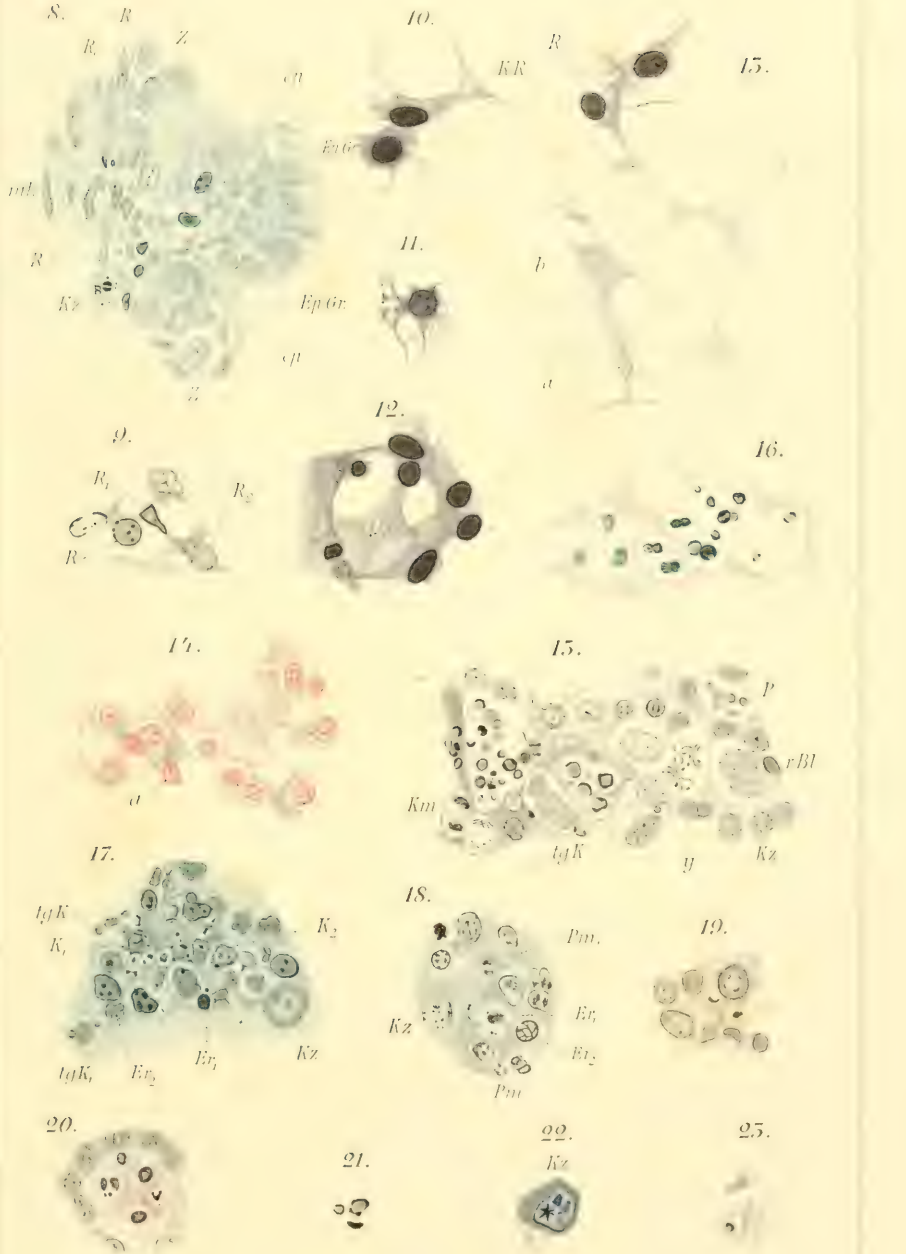
8.

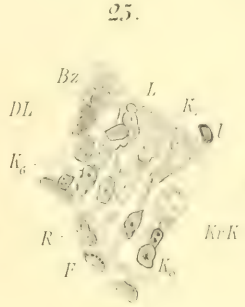

Z.H
L.K.
vorn
hinten
TK
VK
E.St.
ME

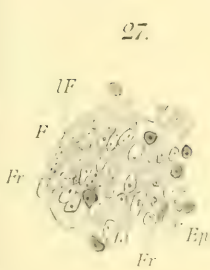
10.

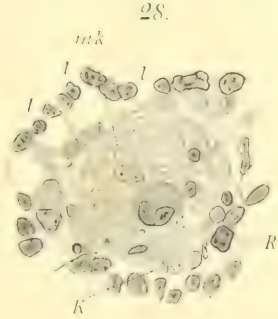

Prinf
Z.K
vorn
hinten
VK.
E.St

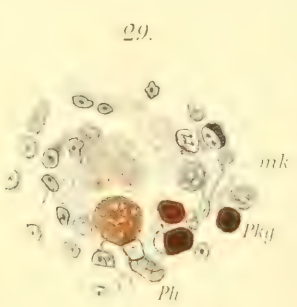

5
Dl
VZ
Kuppel
Kr Kn
Ep Gr
Pf
Hals
Ls
HK
Corpus
Ph H
Fundus
Kc
pm
6.
VZ
K
KrK
g
Ls
F
Pf
4.
K
VZ
Ep Gr
Pf
Ls
pm
7
Kr
Kc
E ab
Kr
Kc
Kr
g
Kr
Kr
E gb
Kr
ep
m p
3.
Z
ep
K
K
KrK
F
Ep Gr
F
pm
1.
Dl
Z
Z
Z
ep
mes
m
p
2.
Z
Z
Z
ep
mes
g
m
p

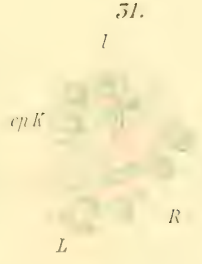

8.
R
R₁
Z
ep
mk
R
Kz
Ep.Gr.
ep
Z
10.
KR
Ep.Gr.
11.
R
13.
b
a
12.
9.
R₁
R₂
R
16.
14.
a
15.
P
rBl
Km
tgK
y
Kz
17.
tgK
K₁
K₂
tgK₁
Er₂
Er₁
Kz
18.
Pm.
Kz
Er₁
Er₂
Pm
19.
20.
21.
22.
Kz
23.

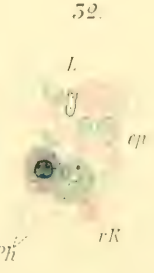




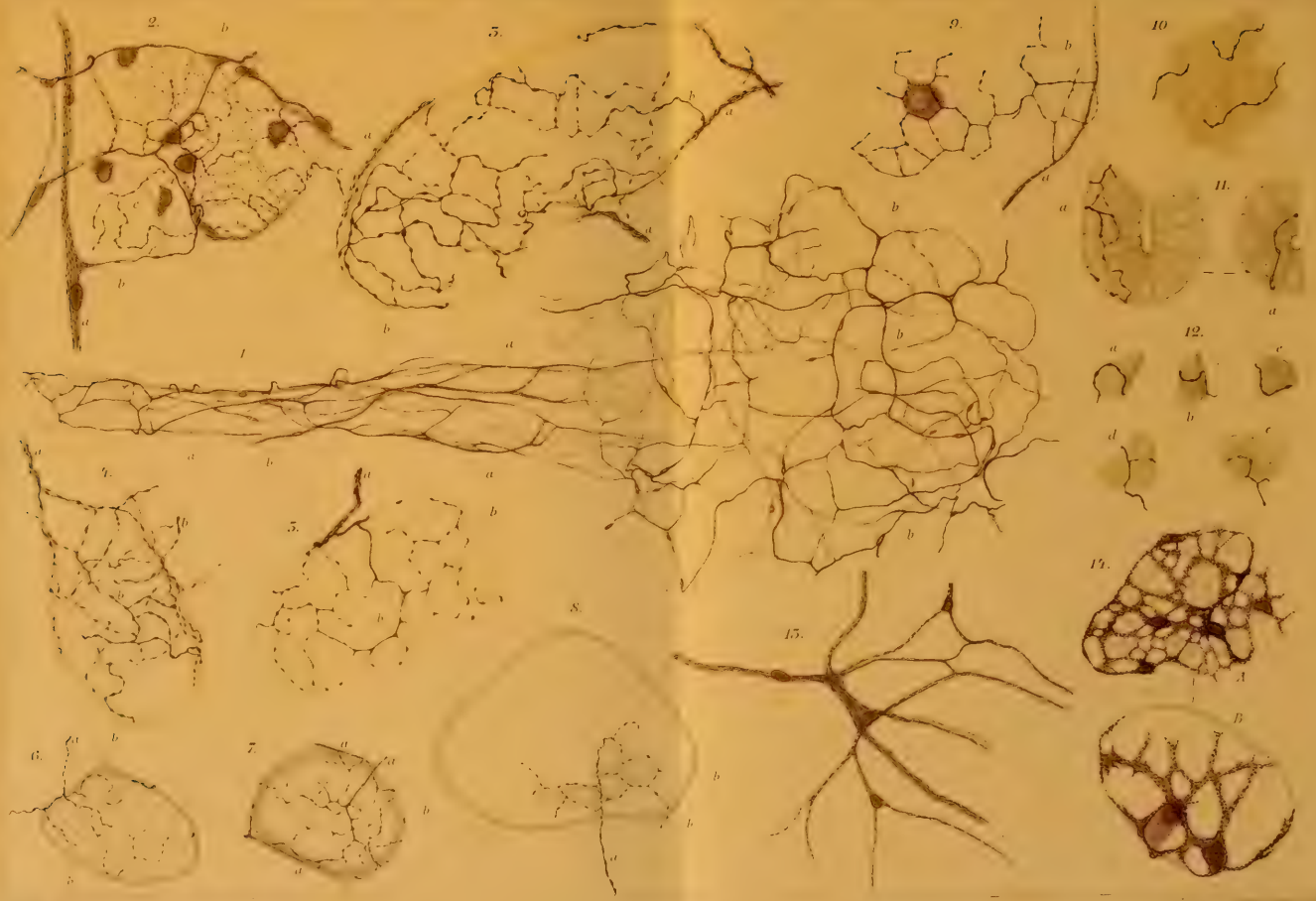




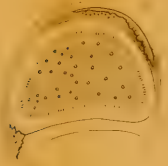




Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt M.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10
11.
12.
13.
14.
A
B

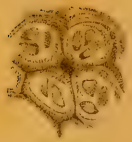
1.



2.

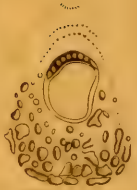
3.

6.



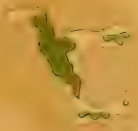
5.

4.

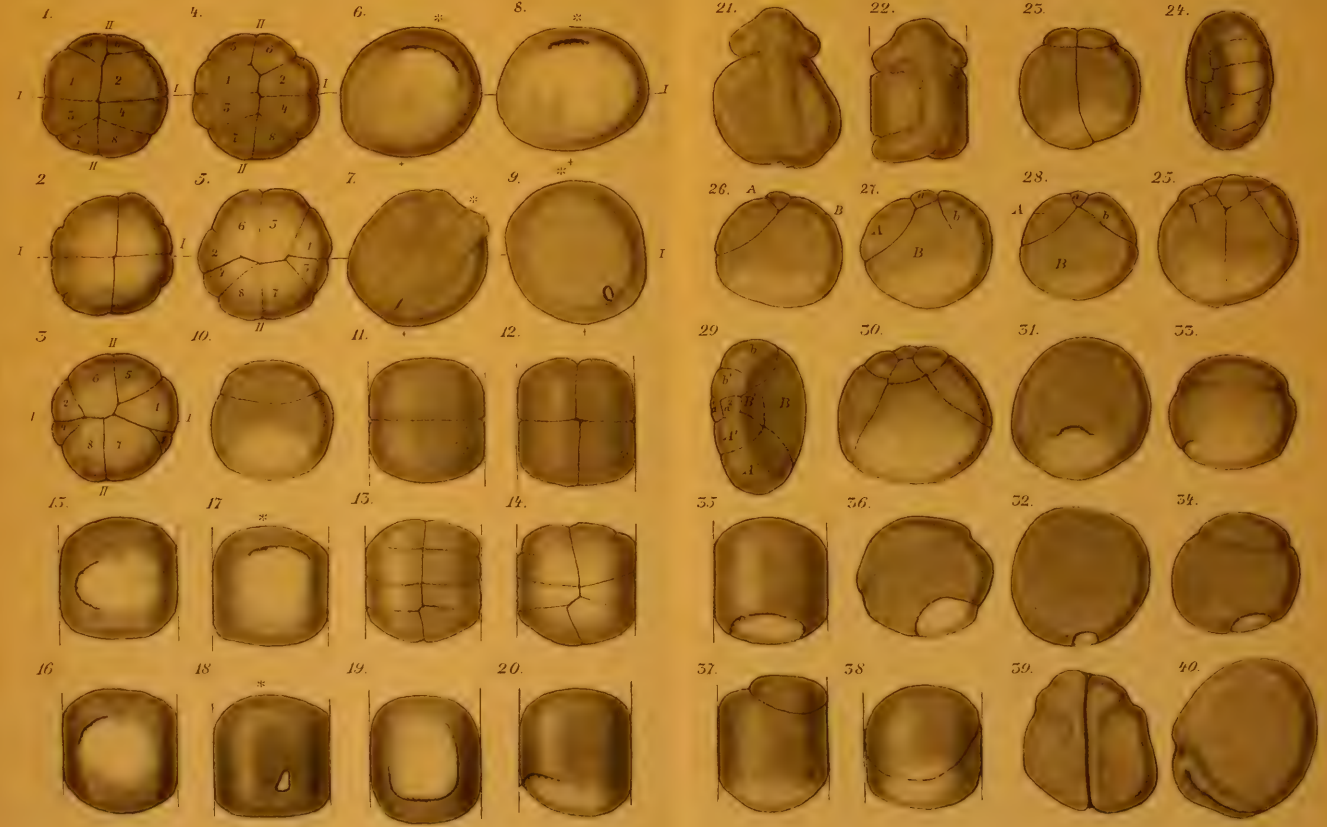


7.

8.

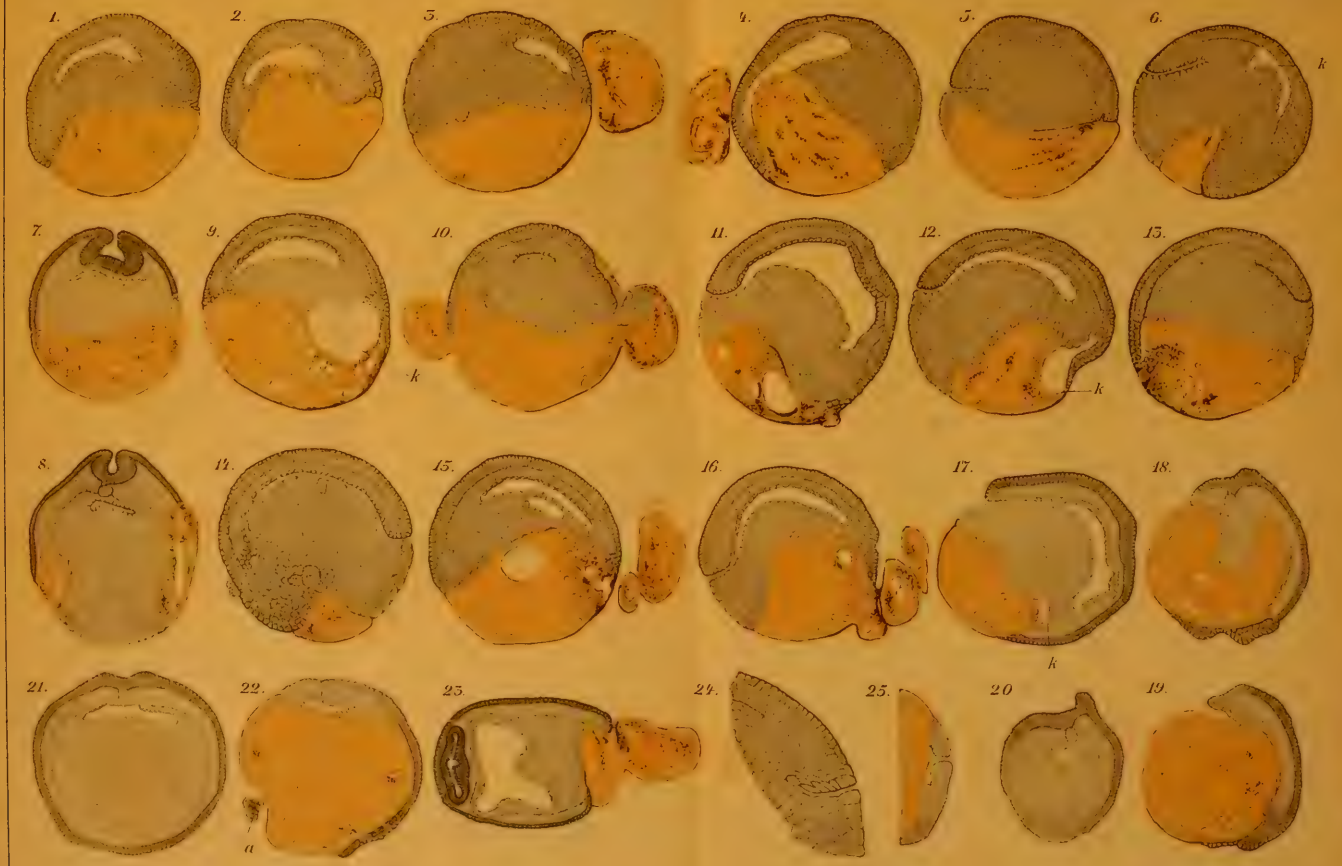


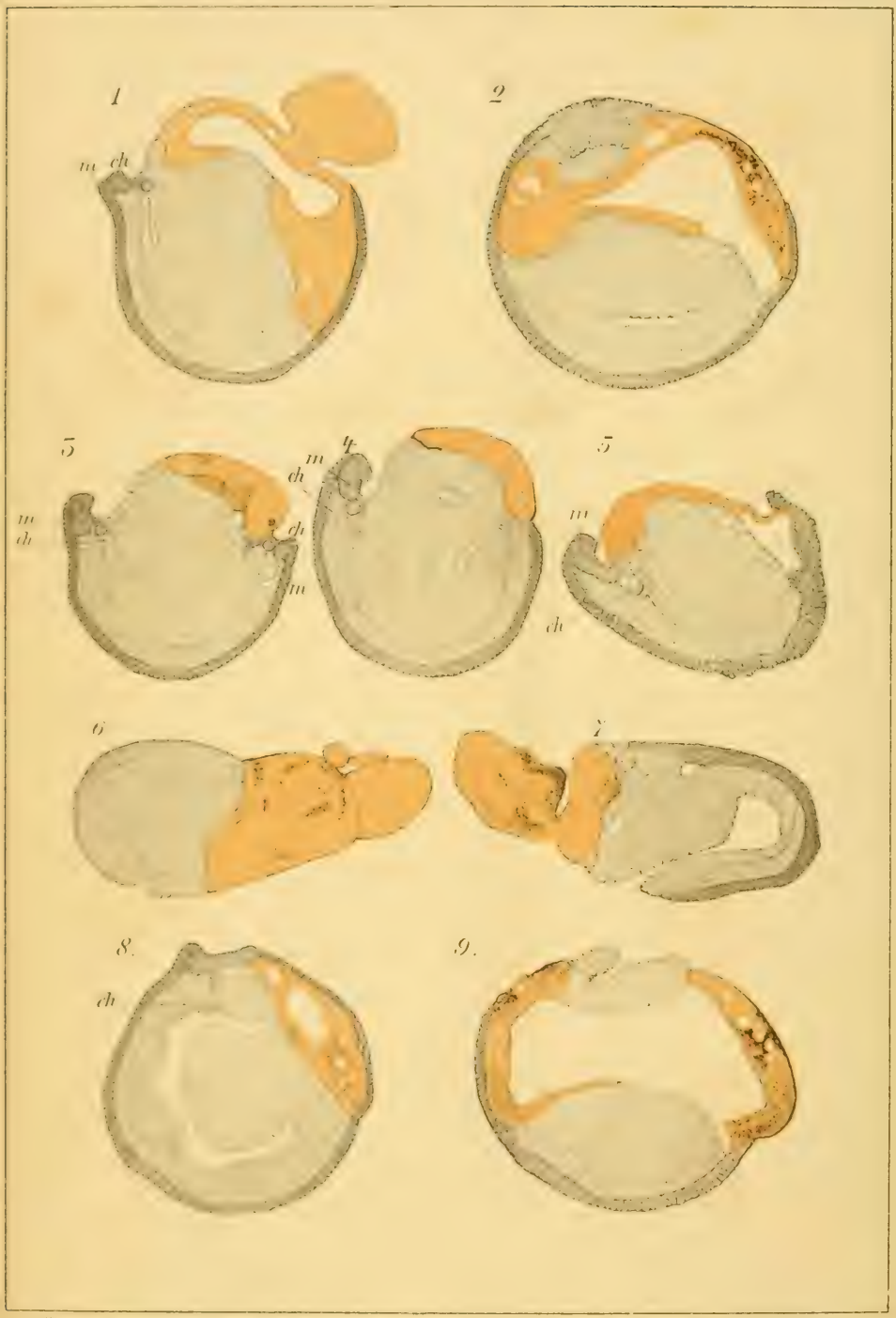
9.

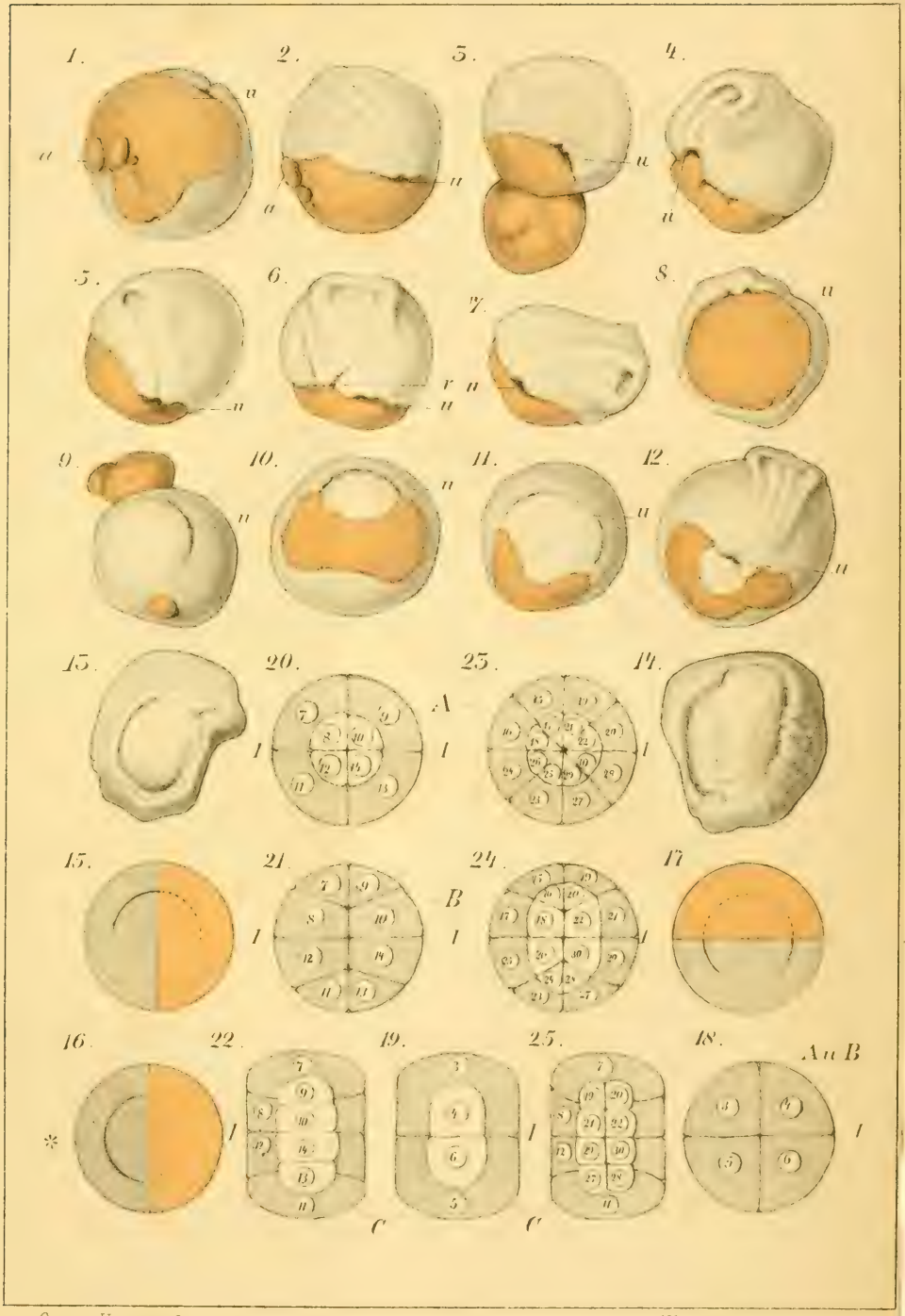

1.
2.
3
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16
17
18
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29
30.
31.
32.
33.
34.
35
36.
37.
38
39.
40.

1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
24.
25.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.

1
l
4.
5.
19.
20.
21.
2.
u
l
6.
7.
22.
23.
24.
3.
u
l
8.
9.
x
25.
26.
27.
l
12.
11.
10.
31.
33.
28.
13.
15.
17.
32.
34.
29.
14.
ch'
16.
18.
35.
36.
30.
th
ch'


1.
2.
3.
4.
5.
6.
k
7.
9.
10.
k
11.
12.
k
13.
8.
14.
15.
16.
17.
k
18.
21.
22.
a
23.
24.
25.
20
19.


1
m
dh
2
5
m
dh
m
dh
4
m
dh
dh
m
5
m
dh
6
7
8.
dh
9.



Oscar Hertwig fec. Albert Frisch, Berlin W.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02621